ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

В СЕМИ ТОМАХ

●

ТОМ ПЕРВЫЙ

ПРОСТЕЙШИЕ
КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ
ЧЕРВИ

ТОМ ВТОРОЙ

МОЛЛЮСКИ. ИГЛОКОЖИЕ
ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ТОМ ТРЕТИЙ

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ТОМ ЧЕТВЕРТЫЙ

ЛАНЦЕТНИКИ. КРУГЛОРОТЫЕ
ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ. КОСТНЫЕ РЫБЫ

ТОМ ПЯТЫЙ

ЗЕМНОВОДНЫЕ. ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

ТОМ ШЕСТОЙ

ПТИЦЫ

ТОМ СЕДЬМОЙ

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

ТОМ ВТОРОЙ

МОЛЛЮСКИ
ИГЛОКОЖИЕ
ПОГОНОФОРЫ
ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ
ПОЛУХОРДОВЫЕ
ХОРДОВЫЕ

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ
РАКООБРАЗНЫЕ

Под редакцией
доцента
Р. К. ПАСТЕРНАК

2-е издание, переработанное

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1988

ББК 28.6
Ж71

Редакционная коллегия:
академик АН СССР
В. Е. СОКОЛОВ
(главный редактор)
академик АН СССР
М. С. ГИЛЯРОВ,
член-корреспондент АН СССР
Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ;

профессора:
А. Г. БАННИКОВ,
В. Д. ИЛЬИЧЕВ,
А. П. КУЗЯКИН,
А. В. МИХЕЕВ,
С. П. НАУМОВ,
Ф. Н. ПРАВДИН,
Т. С. РАСС,
доцент
Р. К. ПАСТЕРНАК

Жизнь животных. В 7 т. /Редкол.: В. Е. Соколов (гл. ред.) и др. Т. 2. Моллюски. Иглокожие. Погонофоры. Щетинкочелюстные. Полухордовые. Хордовые. Членистоногие. Ракообразные /Под ред. Р. К. Пастернак. — 2-е изд., перераб. — М.: Просвещение, 1988.— 447 с., 64 л. ил.: ил.
ISBN 5-09-000445-5

Ж71

В книге в доступной и занимательной форме рассказано о строении, образе жизни, филогении, значении в природе и хозяйственной деятельности человека моллюсков, иглокожих, погонофор, щетинкочелюстных, полухордовых, хордовых. Дана характеристика самого обширного типа животных — членистоногих, отличающихся изумительным богатством форм и разнообразнейшими приспособлениями к самым различным условиям существования. Более детально описан подтип жабродышащих.

Ж $\frac{4306021000 - 753}{103(03) - 88}$ подписное

ББК 28.6

ISBN 5-09-000445-5
ISBN 5-09-000446-3

© Издательство «Просвещение», 1988

ТИП МОЛЛЮСКИ

(MOLLUSCA)

ОБЩИЙ ОЧЕРК

Моллюски, или *мягкотелые*, составляют ясно обособленную группу, и уже более ста лет назад их стали рассматривать как отдельный тип животных. Общая структура типа разными исследователями трактуется по-разному, но все же есть общепринятые представления. От всех других моллюсков четко отделен класс *бороздчатобрюхие* (Solenogastres), имеющие червеобразное тело, лишенное раковины. Все остальные моллюски составляют группу Testaria, т. е. обладают раковиной (либо из отдельных пластинок, либо из двух створок, либо цельной) или ее рудиментом. В этой группе особняком стоит класс *панцирные* (Polyplacophora), все остальные входят в группу Conchifera. Среди последних особое место занимает класс *моноплакофоры* (Monoplacophora), прочие относятся к группе Ganglioneura. К ней принадлежат следующие классы: *брюхоногие* (Gastropoda), двустворчатые (Bivalvia), *лопатоногие* (Scaphopoda), *головоногие* (Cephalopoda). Всего известно примерно 113 000 современных видов моллюсков.

Моллюски — двустороннесимметричные животные, у которых в той или иной степени развита вторичная полость тела. Двусторонняя симметрия в ряде групп моллюсков сильно изменена и сочетается с асимметричным расположением некоторых органов. Тело моллюсков состоит из г о л о в ы (которая у одних обособлена весьма четко, а у других значительно редуцирована), мешковидного туловища, называемого в н у т р е н н о с т н ы м м е ш к о м, и н о г и. Нога представляет собой утолщенную и разросшуюся брюшную стенку туловища. Для моллюсков весьма характерна твердая минерально-органическая р а к о в и н а, нередко покрывающая или вмещающая все тело животного. С внутренней стороны к раковине прилежит м а н т и я — складка кожи туловища, которая свободно свисает с его спинной стороны на бока. Раковина погружена в мантию лишь в месте роста раковины, т. е. по краю. На остальном протяжении между мантией и раковиной остается узкая щель — экстрапаллиальная полость, играющая наравне с мантией важную роль в формировании раковины. Пространство между стенками туловища и мантией называется м а н т и й н о й п о л о с т ь ю. Здесь лежат органы дыхания — жабры, гипобранхиальные (слизистые) железы, органы химического чувства (осфрадии), здесь же открываются анальное отверстие, отверстия полового аппарата и наружные отверстия почек. Все эти образования вместе с сердцем и почками, лежащими в непосредственной близости от мантийной полости, называются м а н т и й н ы м к о м п л е к с о м о р г а н о в. Наличие у всех моллюсков мантийного комплекса органов подчеркивает единство происхождения и своеобразный путь эволюции этой группы животных.

Лишь у немногих моллюсков может быть отмечено метамерное расположение некоторых наружных и внутренних органов (жабр, органов выделения, мышц).

Форма и строение, а также функции раковины, мантийной полости, ноги и других органов моллюсков сильно видоизменяются в пределах типа и могут быть очень различны у представителей разных классов; сильно видоизменяется и общий облик животных в связи хотя бы с тем, что многие моллюски, например брюхоногие — представители самого обширного класса,— утрачивают билатеральную симметрию. Раковина во многих случаях, вместо того чтобы служить прикрытием для мягких частей тела, обрастает мантией и становится частично или полностью внутренней, в связи с чем обычно уменьшается в размерах, а иногда может и полностью редуцироваться. Наконец, нога у одних форм служит для ползания, и тогда она имеет обычно более или менее широкую подошву; у других форм — это орган, при помощи которого моллюск закапывается в грунт; у третьих нога видоизменилась в орган плавания; у четвертых такое значение приобрела только задняя часть ноги, а передняя превратилась в органы, служащие главным образом для поимки добычи и лишь отчасти для передвижения. Наконец, имеются моллюски, которые во взрослом состоянии ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к тем или иным предметам, а это бывает связано с более или менее сильной редукцией ноги.

Однако, несмотря на эти резкие различия, можно установить единство организации всех моллюсков на основании сравнительно-анатомического изучения и на основании особенностей

их развития. Например, те формы, у которых резко нарушена билатеральная симметрия благодаря спиральному закручиванию раковины и смещению ряда органов, проходят в своем развитии стадию двустороннесимметричной личинки.

Раковина моллюсков обычно состоит из слоя органического вещества, образованного белками, и из нескольких слоев кристаллов карбоната кальция. Из карбоната кальция образуются и другие скелетные элементы — чешуйки, иглы, лежащие либо на поверхности, либо в коже. Кальцинированная раковина моллюсков формируется на органической основе, называемой матриксом. Матрикс — это отдельные пластинки, состоящие из белков и полисахаридов. Молекулы белков и полисахаридов (хитина) пластинок матрикса образуют сложные многослойные переплетения. Эти пластинки являются центрами кристаллизации карбоната кальция, так как протеины связывают ионы кальция, попадающие по кровеносным сосудам в мантию и экстрапаллиальную полость. Под действием фермента карбонатгидразы в пластинках матрикса образуются кристаллы карбоната кальция. Спокойному течению процесса биоминерализации, т. е. образованию минеральной раковины под контролем биоорганических молекул, способствует наружный органический слой раковины. Он формируется мантией раньше, чем минеральные слои раковины, служит опорой матриксу и защищает процесс биоминерализации от внешних воздействий. Минеральная часть раковины состоит из двух слоев кристаллических пластинок карбоната кальция, в каждом из которых кристаллы ориентированы своими плоскостями по-разному. Слагающий раковину карбонат кальция может быть в трех кристаллических формах: кальцит, арагонит, ватерит. В наиболее полно развитой раковине можно различить наружный, конхиолиновый, слой (периостракум), средний, известковый, слой (остракум) и внутренний, тоже известковый, или перламутровый, слой (гипостракум). В то время как при росте раковины остракум нарастает только по своему краю, гипостракум нарастает и в толщину, обусловливая увеличение толщины самой раковины по мере роста моллюска. Гипостракум раковин некоторых моллюсков состоит из тончайших пластиночек карбоната кальция, расположенных параллельно поверхности раковины, и имеет характерный перламутровый блеск, получающийся благодаря неравномерному отражению света от поверхностей этих пластинок. Интересно отметить, что в течение миллионов лет существования моллюсков наметилась тенденция к определенному изменению соотношения между известковыми слоями раковины. Структура раковины ископаемых и ныне живущих примитивных моллюсков с сильно развитым внутренним (перламутровым) слоем в пределах более высокоорганизованных групп моллюсков сменилась на такую, где в равной степени развиты оба слоя. Раковины с подобной структурой оказались более устойчивыми в отношении как химических, так и механических воздействий.

По цвету раковины весьма различны. Они могут быть одноцветными или с полосами и пятнами разных цветов. Эти различия в окраске раковин обусловлены разными белками, входящими в состав матрикса.

У всех моллюсков, за исключением представителей одного класса, более или менее явственно обособлена голова, несущая ротовое отверстие. На голове расположены щупальца, щупальцевидные придатки и глаза; те и другие, однако, имеются не у всех представителей типа. Глаза чаще находятся на спине или на концах щупалец. Чувствительные щупальца и глазки могут развиваться у некоторых форм по краю мантии. Из других органов чувств обычно имеются различные органы химического чувства и органы равновесия — статоцисты. Каждый статоцист представляет собой пузырек, в стенке которого находятся чувствительные клетки, тогда как внутренняя полость содержит одно крупное или много мелких известковых телец. Их давление на тот или иной участок стенки пузырька вызывает соответствующую реакцию животного.

Центральная нервная система моллюсков обнаруживает различную степень сложности у представителей разных классов. У бороздчатобрюхих и панцирных моллюсков, представителей наиболее примитивных классов, она состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него двух пар нервных стволов, из которых одна пара лежит в ноге (педальные стволы), а другая пара тянется вдоль по бокам туловища (плевровисцеральные стволы); педальные стволы соединены поперечными перемычками между собой, а также с плевровисцеральными стволами. Последние переходят один в другой на заднем конце тела. В некоторых местах нервные стволы расширяются и образуют как бы узелки — слабо выраженные ганглии. Такой тип строения нервной системы весьма примитивен. Примитивность выражается и в том, что нервные клетки рассеяны по всему ходу нервных стволов, как это наблюдается, например, у панцирных моллюсков. У других моллюсков центральная нервная система уже ясно дифференцирована на несколько пар связанных между собой нервных узлов. Кроме функции проведения сигналов возбуждения, центральная нервная система моллюсков выполняет сложные функции регуляции роста, полового созревания путем выделения нервными клетками нейрогормонов.

Моллюски — весьма удобные объекты для исследования многих вопросов строения и функций нервной системы, действия гормонов. У высокоорганизованных брюхоногих среди нервных кле-

ток ганглиев выделяются гигантские клетки — излюбленный объект исследования физиологов.

Пищеварительная система моллюсков начинается ротовым отверстием. Оно обычно ведет в объемистую ротовую полость с мускулистыми стенками, называемую часто глоткой. У входа в глотку лежат хитиноидные пластинки, образующие челюсть. Кроме того, для ротового аппарата моллюсков чрезвычайно характерно наличие особого органа — терки, или радулы, состоящей из ленты с расположенными на ней рядами зубчиков; число, форма и расположение последних сильно видоизменяются в различных систематических группах. Терка лежит на особом выступе на дне ротовой полости; внутри выступа находится хрящ, дающий опору всему аппарату терки. Благодаря особой мускулатуре терка может перемещаться вперед или назад внутри ротовой полости, а кроме того, может немного выдвигаться через ротовое отверстие. При помощи зубчиков терки моллюски могут соскабливать пищу с поверхности различных предметов, например водоросли с поверхности камней или со стенок аквариумов. У некоторых хищных моллюсков радула и глотка могут сильно подаваться вперед, как бы выворачиваться наизнанку; в этом случае зубцы радулы служат для схватывания добычи. В ротовую полость обычно открываются слюнные железы. Секрет этих желез иногда содержит яд и способствует скорейшему умерщвлению добычи. Однако в тех случаях, когда пищей служат микроскопические водоросли или органический детрит, который приносится током воды, как это происходит у двустворчатых моллюсков, строение ротового аппарата крайне упрощается, и радула, челюсти, а также и слюнные железы подвергаются полной редукции. Ротовая полость моллюсков обычно переходит в пищевод, который иногда расширяется в зоб, а далее следует желудок, в который открывается парная или непарная пищеварительная железа, не совсем правильно называемая печенью. Желудок переходит в трубкообразную кишку, открывающуюся наружу анальным отверстием. Анус у одних моллюсков находится на заднем конце тела, а у других сдвинут ближе к переднему концу и лежит иногда сразу же за головой. В этом случае кишечник образует резкий петлеобразный изгиб.

Моллюски обладают развитой кровеносной системой, состоящей из сердца, кровеносных сосудов и специальных полостей — лакун и синусов. У большинства форм сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий: в последних собирается обогащенная кислородом кровь, поступающая из органов дыхания.

Первичными органами дыхания моллюсков служат парные жабры, называемые ктенидиями, которые лежат симметрично около анального отверстия в мантийной полости. Они представляют собой кожные выросты, имеющие форму пера; внутри каждой жабры проходят приводящий и отводящий кровь сосуды. Ктенидии связаны обычно с особыми органами химического чувства — осфрадиями, которые служат для опробования воды, притекающей к жабрам. У многих моллюсков из двух первичных ктенидиев остается только один, тогда как другой редуцируется, а иногда редуцируются оба ктенидия. Дыхание может осуществляться и через кожу, особенно через поверхность мантии. Во многих случаях, кроме ктенидиев, развиваются вторичные жабры в виде различной формы выростов мантии.

Вторичная полость тела, или целом, который бывает ясно выражен в зародышевом развитии моллюсков, у взрослых форм сохраняется обычно в виде двух участков. Один представляет собой окружающую сердце полость — так называемую околосердечную сумку или перикардиальную полость, стенки которой образованы тонким слоем клеток — эпителием, а другой составляет полость половой железы. Лишь у представителей класса моноплакофор целом развит хорошо и представлен у взрослого животного обширными полостями.

Органами выделения служат парные почки, внутренние отверстия которых открываются в перикардий, а наружные — в мантийную полость. Одна почка может редуцироваться.

Строение половой системы в пределах типа весьма варьирует: от парных половых желез с простыми протоками до чрезвычайно сложного комплекса, включающего половую железу, придаточные железы и сложные органы оплодотворения. Наиболее сложно половая система устроена у наземных легочных брюхоногих моллюсков. Вместе с разделением особей на самцов и самок нередок и гермафродитизм. Известны случаи изменения пола в процессе жизни особи, так как в ряде случаев отсутствуют половые хромосомы и определение пола происходит только гормональным путем. Наряду с перекрестным оплодотворением отмечены случаи самооплодотворения и партеногенеза. Более часто эти способы размножения встречаются среди особей малоподвижных видов с малой плотностью поселений.

В развитии моллюсков много сходного с развитием кольчатых червей. Сходно с последними происходит у них дробление яйца. Личинка моллюсков на ранних стадиях чрезвычайно похожа на трохофору кольчатых червей. Часто стадия трохофоры у моллюсков проходит внутри яиц. Возможны два основных пути последующего преобразования трохофорной личинки: либо начинается формирование органов, характерных для взрослого животного, либо образуется следующая стадия — велигер. Велигеры — личинки, которые довольно долго парят в толще воды. Кроме пучка ресничек на верхнем полушарии личинки,

у нее развивается орган движения — парус с лопастями, несущими реснички. В отличие от личинок кольчатых червей, у трохофорной личинки и у велигера моллюсков вместо сегментации нижнего полушария на спинной стороне начинает расти горб — будущее туловище, на вершине которого закладывается личиночная раковинка, на брюшной стороне тела — зачаток ноги. Многие группы моллюсков утратили свободноплавающую личинку, и все их развитие протекает в яйце, из которого выходит моллюск со сформированной раковиной и недоразвитой половой системой. В процессе роста вместе с ростом тела растет раковина, развивается половая система.

Представители типа моллюсков найдены в древнейших пластах земной коры, содержащих остатки вымерших организмов, а именно в отложениях кембрийского и силурийского периодов, причем в это время жили уже весьма разнообразные представители разных классов моллюсков. Этот факт ясно указывает на то, что обособление типа моллюсков в процессе эволюции должно было произойти гораздо раньше, в те еще более древние периоды существования Земли, от которых не могли сохраниться ископаемые остатки вымерших организмов. Это обстоятельство лишает нас возможности установить происхождение моллюсков на основании преимущественно палеонтологических данных и заставляет опираться главным образом на материалы сравнительной анатомии и эмбриологии. Данные эмбриологии особенно ясно указывают на родство моллюсков с кольчатыми червями. Некоторые исследователи усматривают сходство между этими группами и в том, что у примитивных форм моллюсков — бороздчатобрюхих — строение нервной системы обнаруживает некоторые черты метамерии. Эти исследователи склонны считать, что моллюски происходят от сегментированных червей, но в процессе эволюции утратили метамерию. Другие ученые считают, что первые древние моллюски были несегментированными и что они произошли от несегментированных червей.

Таким образом, в вопросе о происхождении моллюсков остается еще много неясного. Наиболее вероятно их раннее обособление от общих с кольчатыми червями предков, причем эти предковые организмы обладали вторичной полостью тела, но были ли они сегментированными, неизвестно.

Большие разногласия вызывает толкование организации моноплакофор—моллюсков с чертами наружной и внутренней метамерии и, как уже было отмечено, обладающих обширными отделами вторичной полости тела. Одни исследователи видят в них наиболее примитивных моллюсков и считают их исходными формами, другие все отмеченные оригинальные черты их организации считают возникшими вторично.

Подобно бороздчатобрюхим моллюскам, и другие классы моллюсков рано обособились в своем развитии от древних родоначальников типа и стали развиваться как отдельные ветви, отходящие от общего корня, сохранив, однако, в своей организации общие для всех моллюсков черты, которые ясно указывают на единство происхождения типа.

По современным взглядам, наиболее примитивными из моллюсков следует считать бороздчатобрюхих. В этой группе отсутствует не только цельная раковина, но и более примитивный ее предшественник — пластинчатый панцирь. Лежащие в коже чешуйки и иглы, состоящие из карбоната кальция, формируются более простым способом, нежели пластинчатые или цельные раковины.

За длительный период существования моллюски заселили все основные биотопы: моря, солоноватые воды, пресные водоемы и сушу.

Представители некоторых классов моллюсков имеют большое значение во многих отношениях. Так, фильтрационный способ питания двустворчатых приводит к тому, что многие из них, пропуская через мантийную полость большое количество воды со взвешенными в ней минеральными и органическими частицами, осаждают их, образуя на дне океанов и пресных водоемов осадки, иногда достигающие значительной толщины. Двустворчатые, некоторые брюхоногие и головоногие являются важнейшими компонентами пищи рыб, в том числе промысловых, птиц и морских млекопитающих. Представители этих классов служили пищей для первобытных людей, а некоторых из них (устрицы, мидии, корбикулы, морские гребешки, виноградная улитка, осьминоги и др.) употребляют в пищу и в наши дни.

Раковины двустворчатых и брюхоногих являются сырьем для получения перламутра, в мантийной полости некоторых двустворчатых образуется жемчуг.

Многие виды брюхоногих, особенно пресноводные и наземные, — промежуточные хозяева паразитических червей: трематод, нематод, цестод.

Велико значение моллюсков как «руководящих ископаемых». Особенно следует отметить вымерших представителей головоногих — аммонитов. Двустворчатые и брюхоногие тоже имеют в этом плане определенное значение: нахождение тех или иных раковин может без ошибки указать, представляют ли собой слои, содержащие эти раковины, морские отложения, или они сформировались в пресноводных водоемах, либо они представляют собой погребенные участки древней суши. Исследования ископаемых комплексов морских, пресноводных и наземных моллюсков позволяют определить возраст слоев Земли, установить происходившие в далеком и близком прошлом изменения климата и облика ландшафта.

КЛАСС ПАНЦИРНЫЕ МОЛЛЮСКИ (POLYPLACOPHORA)

К панцирным моллюскам относятся животные, населяющие главным образом прибрежное мелководье различных морей. Строение панцирных моллюсков носит яркие черты приспособленности к своеобразным условиям жизни в этой среде, к жизни под ударами волн морского прибоя. Обтекаемая форма тела и способность плотно присасываться к поверхности камней дают возможность этим животным выдерживать натиск самых сильных волн (табл. 1).

Моллюсков этого класса называют хитонами. Тело большинства хитонов удлиненноовальной формы. Бóльшая часть спинной стороны тела прикрыта раковиной, состоящей из 8 пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга. Неприкрытой остается лишь мускулистая краевая зона мантии, называемая поясом (рис. 1). В его кутикуле содержатся иглы, шипики и чешуйки. На нижней стороне пояса развиваются чаще всего ромбовидные плоские, образующие красивую мозаику, как бы фарфоровые пластинки с острыми краями. Некоторые пластинки выступают за край тела и располагаются косо к его поверхности. С помощью острых краев этих пластинок хитоны более прочно закрепляются на субстрате.

При отрывании моллюска от субстрата он сворачивается в шарик, выставляя наружу покрытую раковиной более защищенную спинную часть тела. На переднем конце с брюшной стороны находится голова в виде полукруглого диска, несущего ротовое отверстие. Головные щупальца и глаза у хитонов отсутствуют. Голова отделена от ноги, занимающей бóльшую часть брюшной поверхности, поперечным швом. Нога имеет огромную плоскую подошву и служит не только для передвижения, но главным образом для прикрепления моллюска к камням и скалам. Между головным отделом и ногой, с одной стороны, и поясом, с другой, расположена круговая борозда, называемая мантийной. На дне мантийной борозды, которую можно рассматривать как мантийную полость, по обе стороны от ноги располагаются перистые жабры (от 6 до 88 пар), сюда же открываются протоки почек и половых желез, позади ноги находится анальное отверстие.

Самые мелкие формы панцирных меньше 1 см, наиболее крупные представители этого класса достигают размеров 30—40 см и массы нескольких килограммов.

Спинная поверхность тела панцирных чаще всего окрашена в охряно-желтые или коричневые тона. На ней хорошо виден разнообразный узор из пятен всех цветов радуги, что в сочетании со скульптурой раковинных пластинок придает животному очень красивый вид.

Раковина у панцирных моллюсков, как и у других представителей типа, формируется мантией, в ее складке на спинной стороне. Каждая из 8 пластинок, образующих раковину, состоит из нескольких слоев. Внутренние слои на 98% состоят из карбоната кальция, органическое вещество — конхиолин образует лишь прослойки. Самый наружный, тонкий слой, перностракум, состоит целиком из конхиолина, он обладает эластичностью и противостоит действию слабых кислот и щелочей, предохраняя известковую часть раковины от разрушения. Раковинные пластинки пронизаны множеством каналов, в которые заходят выросты кожного покрова, называемые эстетами. У многих хитонов нижний слой раковинных пластинок выступает из-под верхних слоев, образуя крыловидные или другой формы выросты, служащие для прикрепления мускулатуры. У ряда форм панцирных наблюдается редукция раковины, пластинки которой уменьшаются в размерах и частично или полностью обрастают сверху мантией. Например, у представителей рода *криптоплаксос* (Cryptoplax) отдельные пластинки раковины хорошо видны снаружи, но они уменьшены в размерах, отодвинуты одна от другой, и животное напоминает червя, так как его тело сильно сужено и вытянуто в длину. У других форм, например у изображенного на таблице 1 представителя рода *криптохитонов* (Cryptochiton), мантия целиком обрастает раковину, так что она снаружи не видна.

Пищеварительная система панцирных моллюсков состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, желудка, средней и задней кишки. В объемистой глотке лежит радула, похожая на рашпиль. Она состоит из множества зубчиков, расположенных рядами. Этими зубчиками моллюск соскабливает с поверхности скал и камней диатомовые водоросли, кусочки зеленых и бурых макрофитов. В желудок впадают протоки двулопастной печени. Средняя кишка отличается большой длиной, образует много изгибов. Короткая задняя кишка открывается анальным отверстием на дне мантийной борозды. Наряду с растительноядными известны виды, питающиеся корненожками и детритом, а глубоководный моллюск Hanleya abyssorum поедает губок.

Кровеносная система незамкнутая. Кроме сердца, состоящего из желудочка и двух предсердий и помещающегося на спинной стороне тела под последней пластинкой раковины, имеется сеть сосудов и полостей.

Выделительная система представлена двумя почками. Каждая почка одним концом сообщается

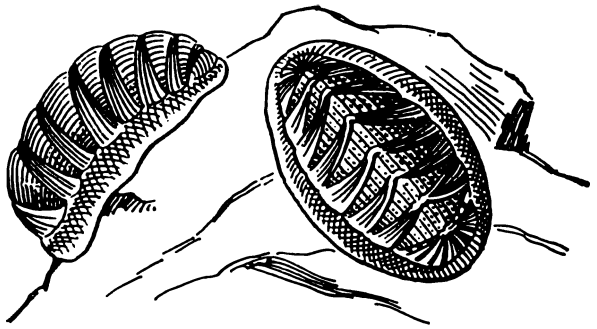


Рис. 1. Изящный хитон (Chiton elegans).

с околосердечной сумкой, а другим открывается наружу на дне мантийной борозды.

Как уже было упомянуто раньше, дыхательная система панцирных представлена жабрами, симметрично расположенными по обеим сторонам ноги.

Нервная система очень примитивна. Она состоит из окологлоточного нервного кольца и четырех продольных нервных стволов, соединенных поперечными перемычками, и характеризуется отсутствием обособленных нервных ганглиев. Органы чувств у хитонов развиты слабо. На голове, как указывалось выше, отсутствуют глаза и щупальца, нет органов равновесия — статоцистов. Для определения качества воды, приносящей жабрам необходимый для дыхания кислород, животному служат чувствительные клетки кожи, находящиеся на стенках мантийных борозд и на жабрах. В глотке помещается хорошо развитый орган вкуса. Выше уже упоминались кожные органы чувств — эстеты. Это выросты мантийного покрова, которые проникают в каналы, пронизывающие раковинные пластинки, и оканчиваются округлой конхиолиновой крышечкой, замыкающей канал. Чувствительные клетки эстетов продолжаются в нервные волокна, связанные с нервными стволами. Предполагается, что эстеты несут осязательную функцию, хотя точно их значение еще не выяснено. У панцирных моллюсков развиваются своеобразные раковинные «глаза», представляющие собой видоизмененные эстеты, у которых толстая конхиолиновая крышечка заменена тонким, тоже конхиолиновым покровом. Под ним находятся прозрачная двояковыпуклая линза, светочувствительные клетки и отлагается пигмент. По мере роста раковинных пластинок у их краев образуются новые «глаза». Поскольку этот процесс продолжается в течение всей жизни животного, число «глаз» у одной особи может превысить 11 000.

Другие кожные выросты, развивающиеся на верхней поверхности мантии, имеют форму цилиндрических шипиков или тонких щетинок. Закругленное основание некоторых шипиков и щетинок часто бывает окружено кольцом конхиолина, через которое проходит волокнистый тяж, связанный с нервом. По-видимому, такие шипики и щетинки несут осязательную функцию.

Хитоны — раздельнополые животные, за исключением, может быть, одного вида. Семенник или яичник открывается двумя выводными протоками на дне мантийной борозды. У большинства видов хитонов половые продукты выделяются прямо в воду, где и происходит оплодотворение яиц. Среди панцирных моллюсков имеется только один живородящий вид — Lorica (Callistochiton) viviparus, у которого яйца развиваются внутри материнского организма. Как происходит при этом оплодотворение яиц, пока неизвестно. Яйца имеют округлую форму. Они покрыты нежной оболочкой, у некоторых видов усаженной бугорками или шипами. Яйца склеиваются слизью и откладываются в виде длинных шнуров — «икры», которые, однако, быстро разбиваются волнами на отдельные куски. У *ишнохитона* (Ischnochiton magdalensis) такие шнуры достигают длины 77 мм и содержат свыше 1 млн. яиц.

Некоторые виды панцирных держат отложенную «икру» в мантийных бороздах, так что последние превращаются таким образом в выводковые камеры, в которых и развивается молодь. В связи с этим приспособлением, выработавшимся путем естественного отбора, резко уменьшается число яиц, откладываемых самкой, так как при развитии в мантийных бороздах резко сокращается и процент гибели зародышей. У видов, откладывающих яйца прямо в воду, число яиц в кладках чаще всего составляет в среднем 1400—1600 штук, тогда как у видов, выращивающих молодь под прикрытием тела матери, в каждой мантийной борозде обычно развивается не более 200 зародышей, а у некоторых видов — не более 80.

Период размножения у разных видов падает на разные месяцы; несколько изменяются, вероятно, сроки размножения и в разных географических районах. Некоторые формы, живущие у берегов Калифорнии, откладывают «икру» уже в феврале—марте, другие — в мае — июне. У большинства европейских форм, для которых известны сроки их размножения, последнее захватывает или весну, или также и лето. Некоторые виды выбрасывают половые продукты только ночью, другие по утрам и притом лишь в спокойной воде, в период между отливным и приливным течением.

Из яйца развивается личинка, у которой еще до вылупления по бокам тела образуются личиночные глазки, на спинной стороне — зачатки раковинных пластинок, на брюшной — зачаток ноги. После периода свободного существования в виде плавающей личинки молодой моллюск падает на дно и постепенно приобретает характерную для взрослого форму, у него исчезают типичные для личинки органы, например личиночные глаза и др.

К сожалению, мы еще очень мало знаем о скорости роста панцирных моллюсков, о продолжительности их жизни, о возрасте, в котором они достигают половой зрелости. Имеются лишь немногие отрывочные данные для нескольких видов. Cryptochiton stelleri растет довольно быстро и уже на четвертом году достигает размера 270—330 мм, а половозрелым становится уже на втором году жизни. У *бугорчатого хитона* (Chiton tuberculatus) установлена возможность определения возраста по годичным следам нарастания, сохраняющимся на раковинных пластинках. Таким методом на большом числе особей бугорчатого хитона определена средняя продолжительность его жизни в 8—9 лет, хотя некоторые экземпляры доживают до 12 лет. Интересно, что самки этого вида отмирают несколько раньше самцов. Смертность сильно возрастает уже на седьмом году жизни. Старых хитонов можно легко отличить от более молодых по степени разрушения их раковины от механического действия волн и песчинок, которые волны несут с собой, а также от разрушающего действия поселяющихся на моллюсках различных организмов. Такое разрушающее действие оказывают, например, некоторые водоросли, проникающие даже в пустые каналы эстетов, и некоторые сверлящие животные. Раковины хитонов часто обрастают разнообразными сидячими формами, населяющими приливо-отливную зону. Среди них можно обнаружить различных мшанок, сидячих полихет, морских желудей и др. На одном экземпляре Chiton tuberculatus однажды было обнаружено 125 экземпляров морских желудей, которые густо покрывали спину животного. Паразитические одноклеточные, живущие в стенках мантийных борозд хитонов, разрушают их кожный покров. Известны также случаи поселения в мантийных бороздах крупных хитонов некоторых равноногих раков. Однако в общем панцирные моллюски имеют мало врагов и, вероятно, спасаются от многих хищников главным образом благодаря очень плотному присасыванию к поверхности камней или скал. Известны лишь единичные случаи находок хитонов в желудках рыб и морских звезд.

У некоторых видов хитонов способность присасываться к субстрату сочетается со скрытым образом жизни в щелях между камнями (виды рода Schizochiton), в углублениях коралловых рифов (виды рода Cryptoplax) или среди разветвлений водоросли литотамниума (виды рода Trachydermon). Виды, относящиеся к семейству *криптоплацид* (Cryptoplacidae), живущие в углублениях коралловых рифов, в отличие от прочих хитонов, имеют червеобразную форму тела. За исключением двух видов рода Cryptoplax, обитающих у берегов Японии, представители этой группы встречаются лишь в тропических морях Вест-Индии и западной части Тихого океана, у юго-восточного побережья Азии и прилегающих к нему островов.

Многим видам хитонов свойственна покровительственная окраска. Например, живущий в Средиземном море *красный хитон* (Chiton rubicundus) совершенно неотличим от зарослей водоросли кораллины, на которой он поселяется.

Панцирные моллюски не выдерживают сильного опреснения и населяют моря с нормальной океанической соленостью, встречаясь на разной глубине — от мелководья до глубины 7657 м. Многие виды населяют зону прибоя, глубоководных форм меньше, причем обычно это мелкие виды. В зоне прибоя встречаются наиболее крупные формы, характеризующиеся сильным развитием раковины и мантии, длинными цилиндрическими иглами пояса и, наконец, сильно развитыми пластинками, служащими для прикрепления кожной мускулатуры. Развитие последней имеет для моллюсков особое значение в связи с необходимостью противостоять действию волн и крепко присасываться к поверхности камней или скал. Нога и нижняя сторона мантии плотно прижимаются при этом к поверхности камня и играют роль мощной присоски. Чем сильнее бушует прибой, тем крепче присасывается моллюск. Если волны срывают моллюска, он сворачивается в шарик, подобно мокрице, и долгое время не развертывается.

Большинство панцирных моллюсков — малоподвижные животные, но среди них встречаются формы, которые передвигаются относительно быстро. Возможно, наше представление о подвижности панцирных моллюсков вообще неправильно. Они, по-видимому, ночные животные и более подвижны ночью, чем днем, а это затрудняет наблюдение.

Многие панцирные моллюски живут у верхней границы зоны прилива и без вреда переносят долгое пребывание вне воды. Возможно, что при этом они сами набирают воздух в мантийные борозды. По крайней мере, по свидетельству Блэнвилля, сильное внешнее раздражение вызывает у этих форм выбрасывание воды и воздуха из мантийных борозд.

Некоторые панцирные моллюски употребляются в пищу человеком, например Chiton tuberculatus, Cryptochiton stelleri и *иглобоки* (Acanthopleura). В пищу идет мясистая нога, а в некоторых случаях и «икра» этих моллюсков. Блэнвилль указывает, что в старину их употребляли также как амулеты, якобы приносящие исполнение всех желаний.

Из представителей класса панцирных моллюсков, встречающихся в пределах СССР, наиболее крупные формы живут в дальневосточных морях. Так, в Беринговом, Охотском и Японском морях на скалах и на каменистых грунтах живет крупный *криптохитон Стеллера* (Cryptochiton stelleri) (табл. 1), достигающий длины 150—180 мм. Его спина, целиком обросшая мантией, под которой скрыты пластинки раковины, окрашена в темно-корич-

невый цвет. Этот тон окраски как нельзя лучше соответствует цвету скал, на которых он сидит. В ряде пунктов в определенное время года (весной или осенью) этот вид в массовом количестве поднимается в приливо-отливную зону. В Беринговом и Японском морях встречаются и мелкие хитоны, например, окрашенные в красный цвет формы, живущие среди известковых красных водорослей.

Несколько видов хитонов встречается и в наших северных морях. В Кольском заливе часто можно обнаружить в зарослях известковой водоросли литотамниума небольших (около 12 мм) красного цвета с беловатыми пятнами хитонов Trachydermon ruber, которых очень трудно различить среди разветвлений водоросли, дающей им приют. Сходной окраской обладает и другой, часто встречающийся здесь на литотамниуме вид — Tonicella marmorea, который населяет также и прибрежную зону Белого моря. На каменистом и ракушечном грунтах, а отчасти и на литотамниуме как в Белом море, так и в Кольском заливе встречается *белый хитон* (Trachydermon albus) с более удлиненным телом. Наконец, к числу обычных для Кольского залива форм должен быть отнесен и живущий на различных грунтах представитель рода *лепидоплеурусов* (Lepidopleurus) — L. arcticus с темно-желтой раковиной.

Фауна Черного моря бедна панцирными моллюсками. Обычен здесь Middendorffia caprearm, живущий под прибрежными камнями и среди ракушечника. Два вида — Acanthochitona fascicularis и Lepidochitona cinerea — держатся на поверхности камней и скал. Всего насчитывается около 1000 видов хитонов, в СССР — около 40 видов.

КЛАСС БОРОЗДЧАТОБРЮХИЕ МОЛЛЮСКИ

(SOLENOGASTRES)

Бороздчатобрюхие, или *беспанцирные*, столь сильно отличаются по внешнему виду от других моллюсков, что раньше их относили то к иглокожим, то к червям. В дальнейшем, на основании изучения внутреннего строения и особенно строения нервной системы бороздчатобрюхих, было обнаружено их родство с мягкотелыми, хотя они и лишены раковины. Бороздчатобрюхие особенно близки к классу панцирных моллюсков.

Тело бороздчатобрюхих моллюсков обычно цилиндрическое и сильно вытянуто в длину, которая превышает ширину в несколько (иногда во много) раз. Это и обусловливает внешнее сходство их с червями (табл. 1). У большинства видов длина тела не превышает 3 см, лишь у одного вида она достигает 25 см. Есть виды, длина тела которых не более 3 мм. У некоторых видов тело слегка сплющено с боков, а на спинной стороне несет невысокий киль.

У многих бороздчатобрюхих на брюшной стороне проходит узкая бороздка, которая начинается ямкой, выстланной мерцательным эпителием и лежащей сразу же за ртом. В бороздке обычно находится тонкая, тоже покрытая мерцательным эпителием кожная складка. Это видоизмененная нога моллюска, лишенная, однако, характерной для последней сильно развитой мускулатуры. Наличие мерцательных ресничек резко отличает характер наружного покрова в этой части тела, так как другие участки его покрыты плотной кутикулой, достигающей у некоторых форм значительной толщины, благодаря чему тело в значительной степени утрачивает гибкость.

Кутикула несет многочисленные известковые шипики и чешуйки, называемые спикулами (рис. 3). Они острые, как шило, или притупленные, то заостренные, как лезвие ножа, то в виде лопатки или ложки, либо загнуты крючком. Обычно они направлены назад и придают шелковистый глянец поверхности тела.

В связи с общей примитивностью строения, в частности в связи с отсутствием органов зрения, все бороздчатобрюхие — чрезвычайно малоподвижные животные.

Интересен способ передвижения в иле представителей рода *хетодерм* (Chaetoderma). Когда хетодерма оказывается на поверхности ила, на котором ее трудно различить благодаря маскирующей серо-белой окраске, она передвигается крайне медленно и оставляет за собой характерный след в виде елочки, получающийся благодаря маятникообразным колебаниям заднего конца тела. Однако обычно эти моллюски закапываются в ил, так что их задний конец приходится в уровень с поверхностью грунта и над последним выдаются лишь красные жаберные придатки животного, совершающие медленные ритмичные колебания и тем способствующие движению воды. При малейшей тревоге животное с молниеносной быстротой закрывает клоаку и уходит на несколько сантиметров в глубину.

При закапывании в грунт животное сперва прочно закрепляет задний конец тела при помощи вонзающихся в ил шипиков, а затем вытягивает передний конец тела и вбуравливается в ил. Достигнув определенной глубины, передний конец вздувается, что закрепляет тело в новом положении, после чего закрывается клоака, иглы заднего конца располагаются параллельно оси тела и животное подтягивается вперед.

Положение шипов, концы которых направлены назад, не дает животному возможности обратного

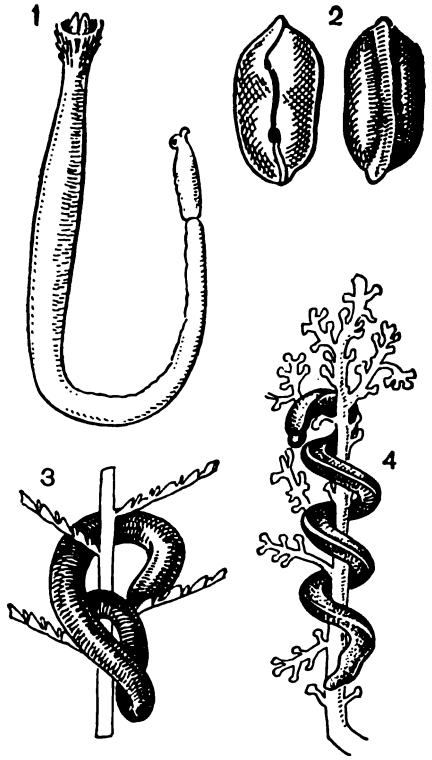


Рис. 2. Бороздчатобрюхие моллюски:
1 — хетодерма (Chaetoderma nitidulum); *2* — неомения (Neomenia), вид с брюшной стороны (с л е в а) и со спинной стороны (с п р а в а); *3*, *4* — беспанцирные моллюски, живущие на колониях гидроидных полипов: *3* — ропаломения (Rhopalomenia aglaopheniae), *4* — мизомения (Myzomenia).

Рис. 3. Известковые шипики и чешуйки кожного покрова беспанцирных моллюсков.

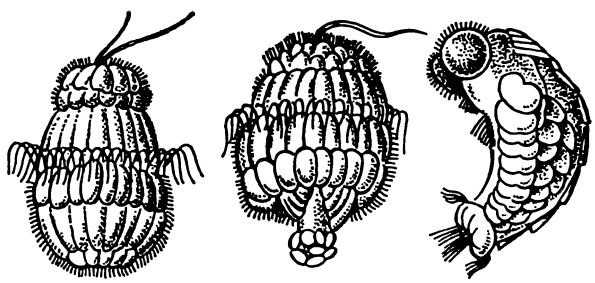


Рис. 4. Стадии развития мизомении (Myzomenia).

движения в узком ходе. Именно этим объясняются те характерные петли, которые приходится проделывать моллюску, прежде чем он снова окажется на поверхности грунта и выставит задний конец тела для дыхания.

Бороздчатобрюхие, живущие на гидроидных полипах, объедают их верхушки; виды, обитающие в грунте, относятся к детритофагам и микрофагам. В кишечнике последних находят, наряду с частичками детрита и диатомовыми водорослями, и разных мелких животных: корненожек, остатки ракообразных, радиолярий.

Большинство бороздчатобрюхих — гермафродиты. Период размножения у северного вида Chaetoderma nitidulum падает на холодное время года. У некоторых холодноводных видов Арктики и Антарктики обнаружена забота о потомстве: яйца откладываются в особую камеру, представляющую собой часть мантийной полости, в которой происходит развитие яиц.

Из яйца выходит личинка (рис. 4), которая свободно плавает в воде при помощи ресничного покрова. При дальнейшем развитии постепенно вытягивается задний конец тела личинки, ресничный покров атрофируется, и личинка, не способная плавать, оседает на дно. Молодой моллюск имеет чешуйчатые спикулы по бокам тела, а на спине у него можно ясно различить 7 известковых щитков, черепицеобразно налегающих друг на друга и чрезвычайно сходных с раковинными пластинками панцирных моллюсков. В дальнейшем эти щитки исчезают и заменяются мелкими спикулами, свойственными взрослым формам. Появление в личиночной жизни этих моллюсков спинных пластинок, сходных с раковиной панцирных моллюсков, вносит немало трудностей в понимание родственных связей бороздчатобрюхих и панцирных.

Бороздчатобрюхие — морские животные, не выносящие сильного опреснения. Они встречаются почти во всех морях земного шара от Арктики до Антарктики. Очень широко и их батиметрическое распределение — они распространены от мелководья до предельных глубин Мирового океана (около 9000 м). Несколько видов встречаются и в наших северных морях. Наиболее обычен здесь вид из рода хетодерм — Chaetoderma nitidulum (рис. 2). Этот небольшой моллюск (длина тела до 81 мм) встречается на глубине 30—80 м в Баренцевом и Белом морях и дальше на восток. По-видимому, этот вид имеет арктическо-бореальное распространение. Вдоль западного побережья Европы встречается до Средиземного моря, а вдоль берегов Азии спускается к югу до Японского моря.

В Баренцевом море обитает 2 вида бороздчатобрюхих, относящихся к роду *пронеомений* (Proneomenia). Один из них — P. sluiteri достигает длины 140 мм, тогда как другой — P. thulensis

относится к мелким формам (длина до 20 мм). Пронеомении по сравнению с хетодермой более глубоководные формы и в Кольском заливе живут на глубине от 100 до 150 м.

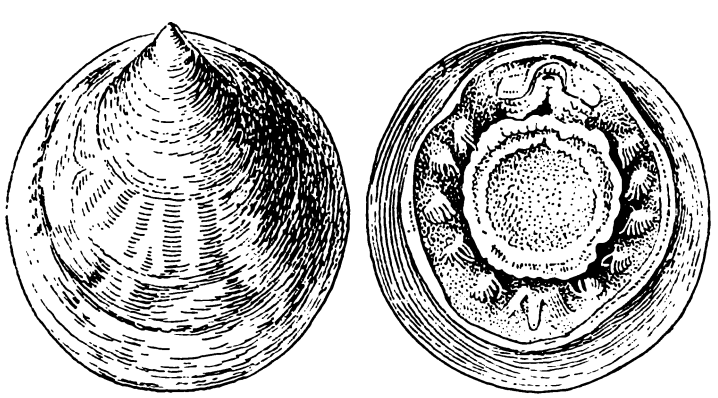
Класс Solenogastres состоит из двух подклассов: Caudofoveata (более богатого видами) и собственно бороздчатобрюхих (Solenogastres). У видов, принадлежащих к подклассу Solenogastres, брюшная бороздка хорошо развита, а у видов, относимых к Caudofoveata, она либо рудиментарна, либо отсутствует. Есть и другие особенности организации, по которым эти две группы отличаются друг от друга.

КЛАСС МОНОПЛАКОФОРЫ (MONOPLACOPHORA)

До недавнего прошлого моноплакофоры были известны лишь в ископаемом состоянии. Их раковины встречались в морских отложениях кембрия, силура и девона. Только в 1952 г. датская морская глубоководная экспедиция, работавшая на исследовательском судне «Галатея», подняла на борт корабля с глубины 3570 м живых представителей этого класса — несколько экземпляров моллюсков, отнесенных к новому роду и виду — *неопилина* (Neopilina galatheae), названному в честь корабля экспедиции. К настоящему времени описано 14 ныне живущих видов моноплакофор. Один — Laevipilina hyalina Мак Лин содержал живым в аквариуме около месяца.

Шапочковидная раковина Neopilina galatheae со склоненной вперед вершиной покрывает довольно высокий внутренностный мешок с небольшой и нерезко обособленной головой и округлую присосковидную ногу. Края внутренностного мешка оторочены складкой — мантией. Со всех сторон ногу окружает широкая мантийная борозда. На дне мантийной борозды лежат жабры, по пяти-шести с каждой стороны, рядом с ними — отверстия почек. Анальное отверстие расположено позади ноги. Между передним краем ноги и ртом лежит пара кустистых щупалец, видимо, выполняющих функцию органов обоняния. Рот окружен лопастями.

Рис. 5. Глубоководный моллюск Neopilina galatheae.



Анатомические исследования показали, что неопилина обладает обширными отделами вторичной полости тела, сердцем с двумя парами предсердий и парой желудочков. Глотка снабжена радулой, в желудок впадают две симметричные доли печени. В строении неопилины видна метамерность многих органов. Например, органы выделения представлены 6 парами почек. Метамерность прослеживается и в расположении 8—9 пар мышц, идущих от ноги к раковине и прикрепляющихся к ее внутренней поверхности. Нервная система моноплакофор построена по типу нервной системы панцирных моллюсков.

Моноплакофоры раздельнополы, у них имеется 2 пары половых желез. Оплодотворение яиц, по-видимому, происходит в морской воде.

Моноплакофоры питаются детритом, собираемым с поверхности донных осадков. В кишечнике этих моллюсков были также обнаружены бентосные диатомовые и фораминиферы и гигантские корненожки — ксенофиофории.

Среди современных моллюсков моноплакофоры — одна из наиболее примитивных групп. К архаичным чертам их организации относятся сохранение обширных целомических полостей, метамерия в строении некоторых систем органов (кровеносной, дыхательной, мышечной).

Открытие современных моноплакофор вернуло к жизни группу животных, считавшихся вымершими еще в древнейшие геологические периоды.

КЛАСС БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (GASTROPODA)

Улитки, или *брюхоногие*, составляют наиболее богатый видами класс мягкотелых. В этом классе около 90 000 видов. Они заселили как прибрежную зону океанов и морей, так и значительные глубины и область открытого моря; они расселились по пресным водам и приспособились к жизни на суше, проникнув даже в каменистые пустыни, в субальпийский пояс гор, в пещеры.

Некоторые современные группы пресноводных брюхоногих прошли очень сложный эволюцион-

ный путь: они вышли из морских водоемов на сушу, приобрели в связи с этим новый тип дыхания, а затем снова ушли на «постоянное жительство» в пресные воды, сохранив там, однако, этот приобретенный на суше тип дыхания.

Одним из характерных признаков брюхоногих служит наличие у них цельной раковины, не разделенной на створки или пластинки и прикрывающей спину животного; правильнее было бы сказать, что раковина прикрывает здесь так называемый внутренностный мешок, т. е. мешковидное выпячивание на спине, внутри которого находится целый ряд органов. Другим типичным признаком брюхоногих служит то, что большинство из них утратили билатеральную симметрию. Кишечник у всех современных брюхоногих образует петлеобразный изгиб, в связи с чем анальное отверстие лежит над головой или сбоку от нее, на правой стороне тела.

У большинства брюхоногих моллюсков раковина закручена в спираль, при этом обороты спирали чаще всего лежат в разных плоскостях. Такая спираль носит название турбоспирали. Обороты раковины составляют завиток. Кроме того, различают вершину и устье — отверстие, из которого высовываются голова и нога моллюска (рис. 6). Соответственно со спиральной закрученностью раковины спирально свит и внутренностный мешок. В огромном большинстве случаев наблюдается закрученность по движению часовой стрелки, т. е. вправо, если смотреть на раковину с ее вершины; в более редких случаях раковина и внутренностный мешок закручены против движения часовой стрелки, т. е. влево. По направлению закручивания раковины и различают правозакрученные (дексиотропные) и левозакрученные (леотропные) раковины, причем иногда у особей одного вида могут быть и право-, и левозакрученные раковины.

Раковины различных улиток по внешнему виду чрезвычайно разнообразны, что определяется числом и формой оборотов спирали, тем, насколько круты или пологи ее обороты. Иногда обороты спирали раковины, плотно прилегая друг к другу, срастаются своими внутренними частями, образуя цельный столбик (columella) (рис. 6), иногда они отстают один от другого, благодаря чему по оси раковины вместо сплошного столбика формируется пупочный канал, открывающийся у последнего оборота раковины отверстием, называемым пупком. Наконец, в ряде случаев мы видим у улиток как будто более простую раковину в форме колпачка или блюдца, но, как показывает история развития, такие раковины у современных улиток представляют результат упрощения первоначально спирально закрученной раковины.

Характерное для большинства брюхоногих нарушение двусторонней симметрии, т. е. асимметрия органов внутренностного мешка и мантийной полости (одна жабра, одно предсердие, одна почка), вызвано турбоспиральной формой раковины. При такой форме раковины, при завитке, направленном вбок, и при том, что в последних оборотах завитка располагается основная масса печени, центр тяжести раковины смещен в сторону от средней линии тела. В силу этого одна из сторон открытого (устьевого) оборота раковины более приближена к телу, нежели другая сторона, приподнятая над ним. Все это напоминает шапку, надетую набекрень. Но такое положение раковины суживает пространство мантийной полости на одной стороне, что и ведет к редукции одной из жабр и связанного с ней предсердия и, естественно, почки. Правильность такого объяснения возникновения асимметрии брюхоногих подтверждается тем, что у современных примитивных представителей можно наблюдать все этапы ее развития. У некоторых брюхоногих с колпачковидной раковиной еще сохраняется билатеральная симметрия всего комплекса мантийных органов, у других можно видеть редукцию одного или обоих ктенидиев и предсердия.

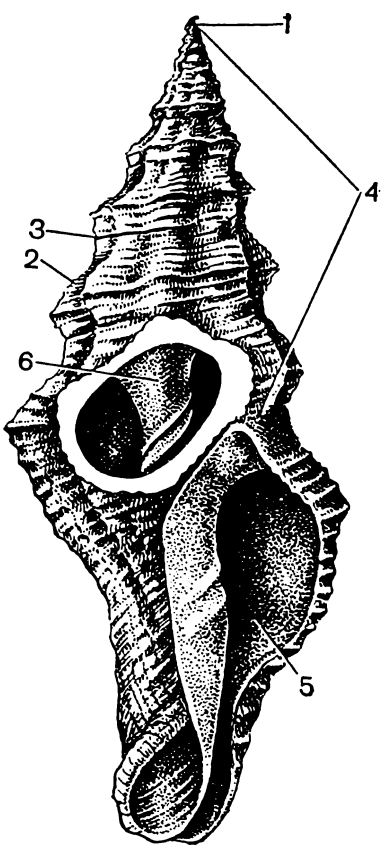


Рис. 6. Строение раковины брюхоногого моллюска:
1 — вершина; *2* — обороты спирали; *3* — шов; *4* — завиток; *5* — устье; *6* — столбик.

Раковина брюхоногих покрыта тонким слоем органического вещества, составляющего ее наружный слой — периостракум. Последний образует иногда щетинковидные отростки, благодаря чему раковина снаружи кажется мохнатой. Прикрытая периостракумом часть раковины слагается из тонких известковых пластинок, составляющих в совокупности так называемый фарфоровый слой, в котором, в свою очередь, можно различить до трех слоев известковых пластинок. У некоторых (сравнительно небольшого числа) улиток внутренняя поверхность раковины выстлана блестящим перламутровым слоем. Внутривидовая изменчивость раковины многих видов брюхоногих весьма широка. Эта широта ее изменчивости показывает значение раковины в обеспечении приспособленности особей вида к обитанию в местах

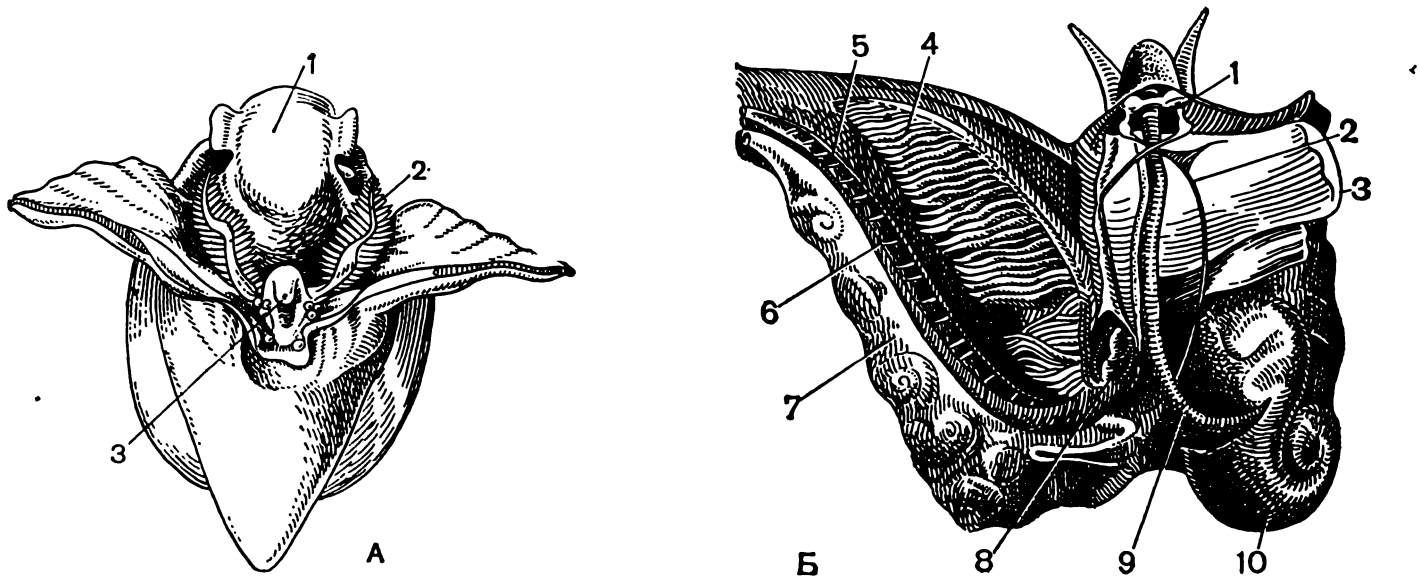


Рис. 7. Расположение важнейших органов в теле переднежаберных моллюсков.

А — двупредсердный моллюск пунктурелла (Puncturella noachina): *1* — голова; *2* — ктенидий; *3* — анальное отверстие. *Б* — однопредсердный моллюск живородка (Viviparus viviparus): *1* — церебральные ганглии; *2* — нервный тяж; *3* — раковинный мускул; *4* — ктенидий; *5* — мочеточник; *6* — задняя кишка; *7* —выводковая сумка (матка) с эмбрионами; *8*— сердце; *9*— передняя кишка; *10*— печень.

с разной комбинацией факторов окружающей среды. Исследователь моллюсков Черного моря В. Д. Чухчин показал существование различий в форме раковины и в ее толщине у самцов и самок одного вида.

Переходя к рассмотрению мягких частей тела улиток, прежде всего следует отметить наличие у них более или менее обособленной головы, несущей рот, глаза и щупальца, а на брюшной стороне — массивной мускулистой ноги с широкой нижней поверхностью, называемой подошвой. Характерный для большинства улиток способ передвижения — это медленное скольжение по субстрату на подошве ноги, причем само передвижение осуществляется благодаря волнам сокращения, пробегающим по подошве ноги сзади наперед. Обильная слизь, выделяемая при этом кожей, смягчает трение и облегчает скольжение по твердому субстрату. У некоторых улиток в связи с переходом их к иному типу движения изменяются и функция, и строение ноги. У многих улиток задняя часть ноги несет на верхней поверхности особую роговую или обызвествленную крышечку, и когда улитка прячется в раковину, крышечка закрывает устье. Раковина соединена с телом при помощи мощного мускула, сокращение которого и втягивает улитку внутрь раковины.

Непосредственно под раковиной, одевая внутренностный мешок, находится мантия, передний утолщенный край которой свободно свисает над туловищем животного и прикрывает образующуюся под ним мантийную полость, в которую открываются анальное, выделительное и половое отверстия.

В мантийной полости находятся и органы дыхания — чаще всего одна перистая жабра, или ктенидий (сравнительно небольшое число улиток имеет две жабры); у улиток, относящихся к подклассу легочных, жабры утрачиваются, а свод мантийной полости функционирует как легкое. Свободный край мантии у некоторых улиток может вытягиваться в более или менее длинную трубку — сифон, помещающийся в сифональном выросте раковины. В других случаях свободный край мантии может заворачиваться над краем раковины, так что мантия, выступая из-под раковины, прикрывает ее сверху частично или полностью. В последнем случае раковина становится внутренней и обычно в той или иной мере подвергается редукции.

Рот у улиток ведет в объемистую ротовую полость, в которой находятся парная или непарная челюсть и типичный для большинства моллюсков орган — терка, или радула. В ротовую полость открываются протоки парных слюнных желез, а у некоторых улиток — протоки и других железок, например ядовитых или выделяющих кислоту. От ротовой полости отходит тонкий пищевод, у некоторых улиток расширяющийся в объемистый зоб, а последний переходит в желудок, в который открывается пищеварительная железа («печень»). От желудка начинается кишка, более короткая у хищных брюхоногих моллюсков и более длинная у растительноядных. Кишка открывается наружу анальным отверстием внутри мантийной полости.

Кровеносная система улиток не замкнута: сердце состоит из одного желудочка и одного предсердия (у немногих форм два предсердия). В предсердии собирается окисленная кровь из жабры или легкого, откуда она перегоняется в желу-

дочек, а затем по разветвляющимся головной и внутренностной аортам разносится по телу. Сердце улиток лежит внутри полости перикардия. С этой полостью сообщаются и органы выделения — почки, в редких случаях парные.

Нервная система улиток состоит из 5 пар нервных узлов, или ганглиев: церебральных, ножных, или педальных, плевральных, висцеральных и париетальных. Ганглии связаны нервными тяжами: одноименные — так называемыми комиссурами, разноименные — коннективами. В связи с закручиванием внутренностного мешка у улиток, относящихся к подклассу переднежаберных, а также у некоторых самых низших представителей двух других подклассов (заднежаберных и легочных) образуется характерное перекрещивание коннективов, идущих между плевральными и висцеральными ганглиями. У высших заднежаберных и легочных этого перекреста нет. Сближение различных ганглиев и соответственное укорочение связывающих их коннектив у многих улиток выражено очень сильно. В этом случае все расположенные под глоткой ганглии, включая и педальные, образуют компактную группу.

Из органов чувств, кроме глаз на передней паре щупалец головы и пары головных щупалец, имеющих значение органов осязания, у улиток развиты органы равновесия — пара статоцистов, которые иннервируются от церебральных ганглиев, хотя они лежат в непосредственной близости от педальных. Статоцисты представляют собой замкнутые пузырьки, стенки которых выстланы ресничными и чувствительными клетками, а полость содержит жидкость, в которой плавает одно крупное или много мелких зернышек карбоната кальция. Давление, которое зернышки карбоната кальция оказывают на тот или иной участок стенки пузырька при различных положениях улитки, позволяет ей ориентироваться в пространстве. Улиткам присущ также и орган химического чувства — осфрадий, лежащий у основания жабры и служащий для опробования воды, попадающей в мантийную полость. Вторая пара головных щупалец у наземных улиток — орган обоняния. Кроме того, кожа улиток богата чувствительными клетками.

У брюхоногих моллюсков очень хорошо развита хеморецепция. Специализированные нервные клетки щупалец, участки кожи около рта и осфрадии обеспечивают дистанционное узнавание пищи, возвращение на ранее облюбованное место, ощущение близости хищников, например морской звезды или офиуры, по их запаху.

Половая система у представителей разных подклассов брюхоногих имеет различное строение. Среди улиток есть и раздельнополые, и гермафродитные формы. У последних строение полового аппарата наиболее сложно. Оплодотворение у большинства брюхоногих внутреннее.

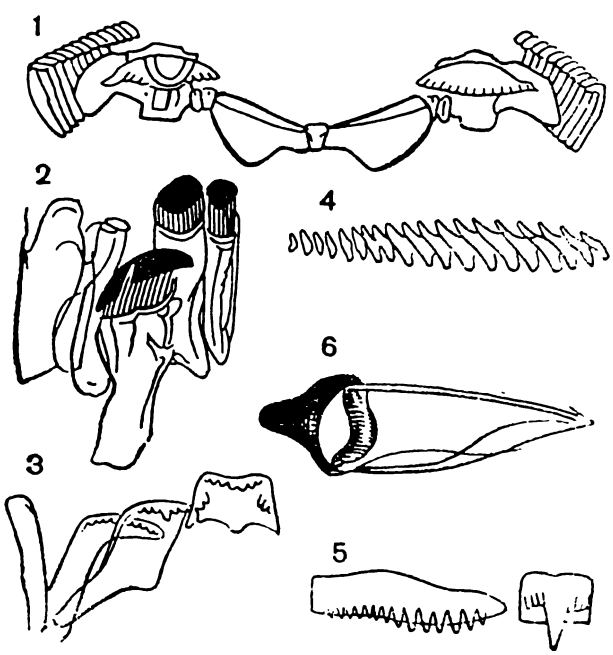
Способы переста у брюхоногих моллюсков различные. Наиболее низкоорганизованные формы выбрасывают яйца и сперму прямо в воду, где и происходит оплодотворение. Некоторые виды окутывают яйца слизью, формируя шнуры, коконы, слизистые бесформенные массы. Такие агрегации яиц чаще всего моллюски прикрепляют к субстрату — водорослям, пустым раковинам и к телам других водных животных, зарывают в грунт водоемов. Наземные брюхоногие закапывают яйца во влажную землю или прикрепляют их к стеблям и корням растений.

Развитие брюхоногих либо осуществляется через стадию личинки, о которой будет сказано далее, либо оно прямое, т. е. из яйцевых оболочек выходит маленький моллюск с еще неполным числом оборотов раковины и неразвитой половой системой. Но во всех группах брюхоногих наряду с прямым развитием можно встретить и живорождение, когда яйца развиваются в специальных отделах половой системы матери. В других случаях прямого развития яйца, вплоть до вылупления молоди, вынашиваются под защитой раковины или мантии.

Вернемся теперь к случаям развития брюхоногих со стадией личинки. У некоторых, весьма немногих современных морских брюхоногих из яйца выходит личинка — трохофора, очень похожая на личинку кольчатых червей. Трохофоры свойственны наиболее просто организованным брюхоногим (Patella, Gibbula). Свободноплаваю-

Рис. 8. Различные формы радулы у переднежаберных улиток:

1 — Neritina — один поперечный ряд зубцов радулы; *2* — Patella — левая половина одного ряда зубцов; *3* — Bithynia — средний зубец и левая половина ряда; *4* — Epitonium — средний зубец и правая половина ряда; *5* — Mitra — средний зуб и левый боковой зубец; *6* — Conus — зубец радулы.



щие трохофоры вскоре превращаются в следующую личиночную стадию — велигер. У некоторых брюхоногих стадия трохофоры проходит внутри яйцевых оболочек и из яйца выходит личинка велигер или, как ее называют, «парусник». Такое название личинка получила за движение с помощью сильно развитых парусообразных лопастей мантии, края которых покрыты ресничками.

У разных видов брюхоногих велигеры проводят в толще воды разное время и в силу этого разносятся на разные расстояния от места нереста. Оседанию личинок на дно способствуют химические вещества, выделяемые другими организмами, совместно с которыми брюхоногие обычно обитают,— цианобактериями, кораллами, губками, водорослями. Эти химические сигналы прекрасно демонстрируют те сложные связи между разными видами, которые и составляют часть биоценотических отношений.

После оседания личинки на дно происходит ее метаморфоз, т. е. превращение личинки во взрослого моллюска. Это совершается путем сбрасывания личиночных кожных покровов с ресничками, а в иных случаях и путем отбрасывания других частей тела личинки. К этому времени под личиночными покровами уже сформировано тело взрослого моллюска. Есть данные о том, что и метаморфоз стимулируют химические вещества, выделяемые теми организмами, которые наиболее характерны в привычных местообитаниях данного вида моллюска.

Все наземные и пресноводные моллюски и часть морских утратили стадию свободноплавающей личинки, и из яйца у них выходит молодой моллюск. Он меньших, нежели взрослый, размеров, с раковиной, имеющей лишь 1—2 оборота. В дальнейшем происходит рост тела моллюска и увеличение объема раковины путем постепенного приращения новых оборотов или путем разрастания в ширину одного или двух последних. Второй путь роста характерен для тех видов, у которых очень сильно развита нога и которые ведут малоподвижный образ жизни, надолго прикрепляясь к какому-либо субстрату (морское ушко — Haliotis , морское блюдечко — Patella, речная чашечка — Ancylus).

Длительность стадий развития у разных видов брюхоногих моллюсков неодинакова. Так, свободноплавающие личинки, которых называют пелагическими, могут существовать всего несколько часов или могут носиться по просторам морей и океанов несколько месяцев. Длительное существование пелагических личинок обеспечивает широкое расселение вида. Известный исследователь личинок морских беспозвоночных Т о р с о н считает доказанным перенос личинок брюхоногих течением от берегов Европы через Атлантический океан к берегам Америки.

За время существования в пелагиали личинки с помощью ресничного паруса отфильтровывают из воды частицы детрита, т. е. частицы отмерших растений, животных, а также живые диатомовые водоросли. Все это служит пищей велигерам. Отцеженные пищевые частицы подносятся ко рту личинки ресничками бороздок, идущих по краям паруса.

Интересной и важной особенностью брюхоногих следует считать изменение в процессе их развития положения раковины и внутренностного мешка. До определенных стадий развития у тех из них, которые имеют свободноплавающие личинки, вершина внутренностного мешка и вершина раковины личинки нависают над головой; перед оседанием личинки на дно внутренностный мешок и раковина поворачиваются на 180°, в результате чего их вершины нависают над задней частью ноги. Это так называемое личиночное закручивание приводит к тому, что оказываются перекрещенными нервные стволы, идущие от головы в туловище, а мантийная полость с жабрами и анальным отверстием лежит теперь впереди, над головой. У брюхоногих, не имеющих свободноплавающей личинки, поворот внутренностного мешка и раковины смещается на ранние этапы эмбрионального развития, так что заметным остается лишь неравномерный рост правой и левой сторон тела. В результате такого неравномерного роста мантийная полость взрослого животного опять-таки лежит впереди, кишка образует петлю, нервные стволы перекрещиваются.

Среди огромного разнообразия видов брюхоногих моллюсков встречаются все способы питания, которые присущи типу моллюсков в целом. Но, говоря о питании брюхоногих, следует иметь в виду не только характер пищи, но и способ ее добывания. Так, среди брюхоногих есть виды-фильтраторы — это, в основном, моллюски, которые постоянно живут в норках. Есть среди брюхоногих и паразитические виды. Они по-разному связаны со своими хозяевами, о чем будет сказано далее. Немало среди брюхоногих и хищников. Хищные брюхоногие встречаются как среди морских видов, так и среди наземных. Некоторые хищники предварительно отравляют жертву. Но основную массу брюхоногих составляют потребители живых растений и потребители детрита. Известны также брюхоногие моллюски—трупоеды, высасывающие с помощью хоботка ткани погибших животных и выполняющие таким образом роль санитаров водоема.

Среди питающихся вегетирующими растениями и бактериями чаще всего встречаются виды, которые с помощью радулы соскабливают либо ткани растений, либо бактериальную пленку с растений или с твердых субстратов. Детритофаги чаще всего относятся к собирателям. В этом случае их радула может быть сравнима со снегоуборочной ма-

шиной: краевые зубцы радулы загребают упавший на дно водоема детрит, а срединные зубцы подают его к глотке.

Разнообразие структур радул очень большое. Уж не говоря о своеобразии ее строения у хищников, с «кинжальными» боковыми зубцами, даже у растительноядных видов радулы могут быть весьма непохожими. Разнообразие радул, как и разнообразие раковин, показывает широчайший охват брюхоногими моллюсками различных биотопов, в каждом из которых разные виды занимают определенные экологические ниши. У одних видов они очень узкие, что находит отражение и в узкоспециализированном корме. Например, некоторые виды голожаберных морских моллюсков (Aeolis) питаются только определенными видами гидроидных полипов. У других видов экологические ниши широкие, поэтому эти моллюски способны менять кормовые объекты, что зачастую усугубляет их вредоносное значение (наземные моллюски из группы слизней).

Говоря о пищевом поведении брюхоногих, следует сказать, что многим из них свойственна смена характера питания с возрастом. Так, питающиеся планктонными микроводорослями пелагические личинки непременно переходят на другую пищу сразу после оседания на грунт. Планктонотрофная личинка *рапаны* (Rapana) после оседания превращается в хищного моллюска, парализующего своим ядом излюбленную жертву — двустворчатых моллюсков.

Температура воды и воздуха — важнейший фактор в жизни и водных, и наземных брюхоногих. Температура определяет интенсивность процессов питания, дыхания, время нереста, подвижность животных. При этом температурный оптимум у каждого вида свой. Иногда он отражает происхождение вида или это следствие новых приспособлений.

Брюхоногие моллюски весьма чувствительны к солености воды и засолению почвы, к количеству растворенного в воде кислорода и к освещенности. На изменения величин названных факторов разные виды реагируют по-разному. Но в целом брюхоногие моллюски экологически очень валентны, что находит свое отражение и в широте тех характеристик окружающей среды, которыми могут быть описаны местообитания отдельных видов. Однако обитание многих видов брюхоногих при таком широком диапазоне значений экологических факторов всегда связано с изменчивостью их раковин и тела. Изменчивость захватывает размеры раковины, число оборотов завитка, окраску тела и раковины. В последнем случае изменчива окраска периостракума и кальцинированных слоев раковины. Изменчивость окраски кальцинированных слоев раковины выражается в присутствии или отсутствии на ней разноцветных полос, пятен, в разном цветовом ее тоне. Весьма изменчива также скульптура поверхности раковины. У одного вида раковины могут быть и гладкие, и слабо или сильно ребристые. Также изменчива в пределах вида скульптура устья: от гладких стенок до стенок с бугорками и «зубами».

В большинстве случаев такая внутривидовая изменчивость моллюсков связана с аппаратом наследственности — генами. Преобладание в одних местообитаниях одних форм изменчивости вида, а в других местообитаниях — иных есть следствие естественного отбора, проявление большей приспособленности организмов, например, особей с белой раковиной, нежели особей с темной раковиной к обитанию в условиях степных, сильно нагреваемых солнцем склонов. Так день за днем, год за годом, век за веком естественный отбор выбирает в каждом местообитании наиболее приспособленные формы изменчивости, что приводит в конце концов к тому, что в одном местообитании встречаются преимущественно белые раковины, в другом — темные. Этому способствует малая подвижность большинства брюхоногих моллюсков. Так, Меррей и Кларк с помощью мечения установили, что за 13 лет меченые наземные улитки Ptarula talniata расползлись не более чем на 27 м, а в среднем лишь на 10,5 м. У плавающих личинок многих видов развита хеморецепция, позволяющая им оседать в местах, наиболее благоприятных для дальнейшего развития.

Брюхоногие моллюски проникли во многие биотопы морей, океанов, пресных водоемов и суши. В океанах практически нет биотопов, лишенных брюхоногих, их можно встретить от поверхности (Janthina) до максимальных глубин океана (Lima). В прибрежных водах также все биотопы населены брюхоногими — зона макрофитов, рифы, каменистые, галечные и песчаные пляжи, заливаемые приливами. В пресных водах почти нет ограничений для расселения брюхоногих: они встречаются даже в длительно пересыхающих водоемах, уходя глубоко в грунт на время сухого периода. Легочное дыхание некоторых пресноводных брюхоногих позволяет им быть амфибионтными видами, т. е. обитать у уреза воды, перенося как длительное погружение в воду, так и длительное ее отсутствие. Примером может служить *малый прудовик* (Galba truncatula).

Во влажных тропиках и субтропиках (у нас в стране на Дальнем Востоке и в Закавказье) в наземных биотопах обитают брюхоногие с жаберным дыханием. Высокая влажность воздуха препятствует высыханию эпителия жабры; кроме этого, устье раковины может плотно закрываться крышечкой. Повсеместно в наземных биотопах распространены легочные брюхоногие. Они встречаются в лесной и луговой подстилке, на стеблях трав, на стволах деревьев, на валунах с лишайниками, среди каменистых россыпей, на поверхности скал.

Брюхоногие служат промежуточными хозяевами многих плоских паразитических червей — трематод. Как это ни странно, нередко развитие трематод во внутренних органах брюхоногих (печени, мышцах ноги, половой железе) приводит к гигантизму последних. При поселении паразитов в полости тела, помимо интенсификации роста мантии и всех процессов, связанных с формированием раковины, наблюдается и кастрация моллюска.

Многие морские виды брюхоногих поедаются рыбами — сельдью, сардинами, скумбрией. Как указывает Л е б у р, названные рыбы особенно сильно выедают планктонных личинок брюхоногих. Другие рыбы, например бычки, уничтожают взрослых бентосных брюхоногих. Птицы также не прочь полакомиться гастроподами, особенно активны различные кулики, которые обитают на морских пляжах и около пресных водоемов. Наземных брюхоногих поедают дрозды и некоторые другие птицы, из млекопитающих — ежи и кроты, а также рептилии. Нередко на брюхоногих нападают хищные жуки, мухи-тахины, светляки. Пустые раковины наземных моллюсков мухи и осы используют для откладки яиц. Губки, мшанки, морские желуди, гидроидные полипы и другие животные часто используют раковины морских брюхоногих как субстрат, на который оседают их личинки.

К настоящему времени существуют разные взгляды на систематику класса брюхоногих моллюсков. Наиболее естественными группами брюхоногих можно считать следующие: подкласс *переднежаберные* (Prosobranchia), подкласс *заднежаберные* (Opisthobranchia), подкласс *легочные* (Pulmonata).

ПОДКЛАСС ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫЕ (PROSOBRANCHIA)

Переднежаберные составляют наиболее обширную и разнообразную группу брюхоногих моллюсков. Почти у всех переднежаберных хорошо развита раковина. У огромного большинства представителей подкласса она спирально закручена, а у некоторых имеет форму колпачка или блюдца (табл. 2, 3). Для моллюсков этой группы характерны настоящие жабры, или ктенидии, лежащие впереди сердца.

У более примитивных представителей подкласса, которые по своей организации стоят ближе к древним брюхоногим, ктенидии, а равным образом почки и предсердия — парные, тогда как у других переднежаберных органы правой стороны, как правило, редуцируются. У некоторых форм подвергается редукции также и левый ктенидий, а как органы дыхания функционируют вторичные жабры.

К характерным для всех переднежаберных признакам относится перекрест нервных стволов, соединяющих плевральные и висцеральные ганглии. Соответственно висцеральный ганглий, лежащий, например, на правой стороне тела, в действительности представляет собой левый висцеральный ганглий, переместившийся на правую сторону животного.

Из органов чувств обычно бывают развиты глаза, в большинстве случаев довольно примитивного строения, органы равновесия (статоцисты), пара головных щупалец, а иногда и другие щупальцевидные придатки и типичные для моллюсков органы химического чувства — осфрадии.

Нога, как правило, хорошо развита и у более примитивных форм имеет вид массивного нерасчлененного мускулистого выроста с широкой ползательной подошвой. Нога обычно с роговой или обызвествленной крышечкой, при помощи которой может плотно закрываться устье раковины. У некоторых переднежаберных нога имеет более сложное строение. Могут обособляться ее передняя (проподиум), средняя (мезоподиум) и задняя (метаподиум) части. Основание ноги может быть окаймлено выступающей кожной складкой, называемой эпиподиумом. В основном нога служит для ползания и опоры на субстрате, у некоторых форм — также для закапывания в грунт. Наконец, у немногих переднежаберных она превращается в орган прикрепления, а у приспособившихся к планктонному существованию — в орган плавания.

Большинство переднежаберных имеют хорошо развитую радулу. У моллюсков, соскабливающих налет водорослей, зубцы радулы очень прочны, у видов, питающихся детритом, радулярная пленка тонкая, зубы слабо хитинизированы. Главную пищу многих хищных переднежаберных составляют двустворчатые моллюски или иглокожие, но есть виды, специализирующиеся на питании кишечнополостными и губками. Среди этих моллюсков имеется небольшое число паразитических видов, причем можно наблюдать все переходы между хищничеством и паразитизмом. Под влиянием образа жизни внутренние паразиты утратили не только раковину, но и кишечник, сердце и ряд других органов.

Животные, как правило, раздельнополы, хотя гермафродитизм совсем не редкость.

Переднежаберные моллюски могут выделять сигнальные вещества — феромоны, стимулирующие скопление особей своего вида и спаривание. Самое удивительное в том, что моллюски улавливают чрезвычайно малые концентрации химических веществ, растворенных в громадном объеме воды.

Переднежаберные в огромном большинстве своем обитают в морях, но часть их перешла к жизни в пресных водах, а ряд форм в условиях очень влажного климата приспособился к жизни на суше. У нас в стране наземные переднежаберные встречаются на Кавказе и в Приморье. Наконец, есть виды, которые ведут земноводный образ жизни.

В заключение следует сказать о разнообразном использовании переднежаберных моллюсков человеком. Большие кучи раковин, «кухонные остатки» первобытного населения многих приморских стран (на территории современных Дании, Бразилии, Франции, Великобритании, Португалии, в Северной Америке, Японии, а также у нас на побережье Черного моря), так же как и украшения, находимые в погребениях, указывают на широкое использование переднежаберных брюхоногих наряду с двустворчатыми моллюсками еще в глубокой древности. Судя по мифам, улитки играли большую роль в жизни народов древней Индии. В Передней Азии пурпурная улитка, из которой финикийцы добывали красящее вещество, уже с древних времен приобрела большое хозяйственное значение. У греков морские улитки находили применение и как лечебное средство. Моллюски служили не только в качестве пищи и украшений. Во многих районах земного шара (особенно на островах Океании, в Африке и в Америке) они употреблялись в качестве денег. На островах Тихого океана особой известностью пользовались так называемые «пела», изготовлявшиеся обитателями Соломоновых островов из обработанных и нанизанных на шнуры раковин улитки — *нассы* (Nassa). Особенно искусно обрабатывались раковины-деньги папуасами восточного берега Новой Гвинеи. Эти раковины нанизывались в цепочки многометровой длины. В Африке в качестве денег служили маленькие улитки *оливы* (Oliva nana), которых собирали на одном из островов южнее устья реки Конго. В некоторых районах Индии вплоть до середины нашего столетия были распространены деньги «каури» — раковины некоторых видов *циприй* (Cypraea moneta, C. annulus и др.) (табл. 7). В Северной Америке, где раковины *морского ушка* (Haliotis), а также морского зуба (Dentalium) из лопатоногих широко применялись в качестве украшений, заслуживают упоминания, как особая достопримечательность, вампумы — кожаные пояса, вышитые кусочками раковин улитки *бусикон* (Busycon) и служившие символами и документами. Например, на таком вампуме был увековечен договор, относящийся к 1682 г., которым некий Лени-Ленапе передал Вильяму Пенну нынешнюю Пенсильванию. В одной из старинных подмосковных усадеб стены расположенного в парке павильона выложены раковинами многих видов переднежаберных. Особую красоту павильону придают раковины морского ушка. На отделку беседки пошло много сотен раковин.

Едва ли возможно перечислить всех переднежаберных, которых употребляет в пищу население прибрежных районов стран Юго-Восточной Азии, Африки, Южной Америки. Многие виды, например литторины, букцинум, пателлы и др., и сейчас пользуются большим спросом. Пестрые изящные раковины улиток находят применение в виде украшений — бус, подвесок. Из них вырезают камеи, причем цветной гипостракум, темно-коричневый у Cassis cameo, желтый у C. rufa, розово-красный у Strombus gigas, очень эффектно выступает на белом фоне остракума. Наконец, раковины Trochus идут в качестве сырья для пуговичного производства. Все это, к сожалению, связано с уничтожением значительного количества моллюсков и приводит к разрушению природных сообществ.

ОТРЯД ДРЕВНИЕ БРЮХОНОГИЕ (ARCHAEOGASTROPODA)

Наиболее примитивны в подклассе переднежаберных те представители отряда *древних брюхоногих*, которые сохранили некоторые черты строения, свойственные первичным брюхоногим, например две перистые жабры, лежащие в мантийной полости, парные почки с парой выделительных отверстий и парные предсердия. Желудочек сердца обычно пронзен задней кишкой, а расположение нервов в ноге имеет более или менее явственный лестничный характер, что также может рассматриваться как признак примитивного строения. В раковине этих улиток обычно имеется щель, которая у одних форм тянется от устья до середины последнего оборота, у других расположена у верхушки блюдцеобразной раковины, а у третьих как бы разбита на ряд отдельных отверстий округлой формы. Ряд этих отверстий тянется вдоль последнего оборота раковины, который сильно расширен и уплощен, так что вся раковина приобретает форму уха.

Группу наиболее примитивных переднежаберных составляют несколько семейств. Интересно семейство *плеуротомариид* (Pleurotomariidae). Виды рода *плеуротомарий* (Pleurotomaria) (табл. 4) живут у берегов Японии, Молуккских островов, а также Вест-Индии. Раковины у плеуротомарий имеют прекрасный перламутровый блеск и у некоторых видов достигают значительных размеров (20,7 см). Современные Pleurotomaria представляют собой остатки прежде богатого формами рода. Число ископаемых видов рода плеуротомарий, живших со времен силура до третичного времени, определяется в несколько сотен. Современные виды этого рода исчисляются единицами.

В настоящее время гораздо более многочисленны представители семейства *морских ушек* (Halio-

tidae), которые относятся к одному роду *галиотисов* (Haliotis) (табл. 2), включающему около 70 видов. Они живут в Тихом океане, у его азиатского и американского берегов и частично у берегов Австралии, а также распространены в Индийском океане — у восточных берегов Африки и в Атлантическом — у западных берегов этого континента, откуда они проникли и в Средиземное море. Это настоящие морские формы, совершенно не выносящие опреснения. Они не встречаются ни в Балтийском, ни в Черном морях, а на Дальнем Востоке самые северные популяции H. discus доходят до острова Монерон.

Виды рода Haliotis населяют сублитораль и нижние горизонты литорали.

Нога у этих моллюсков достигает чрезвычайно мощного развития, с широкой подошвой, при помощи которой улитка так крепко присасывается к поверхности камней, что выдерживает удары самых сильных волн. Отделить улитку от субстрата можно только при помощи ножа, который просовывают между подошвой ноги и поверхностью камня или скалы, на которой укрепился моллюск. Основание ноги у этих улиток окаймлено хорошо развитым эпиподиумом, край которого усажен многочисленными щупальцевидными придатками. Несколько выше головных щупалец располагаются более короткие выросты, несущие глаза примитивного строения. Сверху над основанием ноги спускается край мантии, прикрывающий сдвинутую влево глубокую мантийную полость, где лежат две жабры и куда открываются анус и выводные отверстия почек. От наружной поверхности мантии отходят щупальцевидные отростки, которые высовываются наружу через отверстия в раковине.

Органами дыхания морского ушка, как уже отмечалось, служат парные жабры, лежащие в глубине мантийной полости. Токи свежей воды входят в мантийную полость через широкую щель, соединяющую ее с наружной средой, и, омывая жабры, выходят наружу через ряд описанных выше округлых отверстий на спинной стороне раковины.

Морское ушко издавна добывали в качестве ценного продукта питания в Китае и Японии. Добывали его и ради высокосортного перламутрового слоя раковины, отливающего всеми цветами радуги. Перламутр раковины галиотисов используется для инкрустационных работ, для изготовления разного рода ювелирных изделий и пуговиц. В раковинах этих моллюсков, хотя и очень редко, попадаются очень ценные жемчужины необычайных зеленовато-синих оттенков. В настоящее время промысел галиотисов ведется во многих странах. В 1981 г. в Японии добыто 4 701 т крупных раковин (длина 10 — 20 см) Haliotis gigantea. Этот же вид в больших количествах вылавливается по всему восточно-азиатскому побережью Тихого океана и в Австралии. В Калифорнии добывают галиотисов других видов — H. fulgens и H. rufescens, на средиземноморском побережье Европы — H. tuberculata. Отмечено значительное снижение численности последнего вида.

Безусловно, настало время, когда следует препятствовать безудержному вылову всех видов рода Haliotis — представителей древнейшей группы брюхоногих моллюсков. В Новой Зеландии уже запрещен вылов ставшего редким вида — H. iris. Надо переходить от промысла к разведению этого ценного моллюска. В ряде мест (Япония, Северная Корея, Австралия) уже налажено его успешное выращивание.

Из других представителей группы примитивных переднежаберных, имеющих парные жабры и два предсердия, следует упомянуть живущую в морях Советского Союза улитку *пунктурелу* (Punctturella noachina), принадлежащую к довольно многочисленному семейству Fissurellidae. Раковина этой небольшой по размерам улитки (длина до 1,5 см) имеет форму овального в основании колпачка с радиально-ребристой наружной поверхностью и лишена перламутрового слоя. Верхушка раковины с небольшим числом оборотов загнута назад так, что основная часть раковины представлена последним оборотом. Спереди над головой раковина пронизана узкой короткой щелью. Punctturella — довольно обычный представитель фауны моллюсков наших северных морей, с кругополярным распространением. Она часто попадается при драгировках на глубине от 35 до 350 м. Пунктурелла живет на камнях или на известковой водоросли литотамниуме, а иногда встречается и на песчано-илистых грунтах.

Другие представители семейства Fissurellidae широко распространены в морях северного и южного полушарий. Один вид — Diodora graeca — встречается и в Черном море, правда, только в районе Босфора.

С представителями предыдущего семейства весьма сходны по внешнему виду, но глубоко отличны от них анатомически улитки, называемые *морскими блюдечками* и составляющие три близких семейства: Patellidae, Tecturidae и Lepetidae. Улитки этой группы характеризуются упрощенной симметричной раковиной, имеющей форму колпачка или опрокинутого вверх дном блюдца. Важным анатомическим признаком, характерным для морских блюдечек, служит наличие у этих улиток не двух, а лишь одного предсердия, что связано с изменением органов дыхания. У представителей семейства *блюдечек* (Patellidae) обе жабры редуцируются, сохраняясь лишь в виде рудиментов, взамен них на нижней поверхности мантии развиваются вторичные жабры. В семействе Tecturidae настоящие первичные жабры также редуцируются, но взамен них образуется одна вторичная жабра, а у представителей семейства Lepetidae исчезновение жабр компенсируется кожным дыха-

нием всей поверхностью тела. Большинство улиток, относящихся к этой группе, раздельнополы, но некоторые виды гермафродитны, причем образование мужских половых продуктов предшествует образованию женских. Яйца выбрасываются прямо в воду, где и происходит оплодотворение.

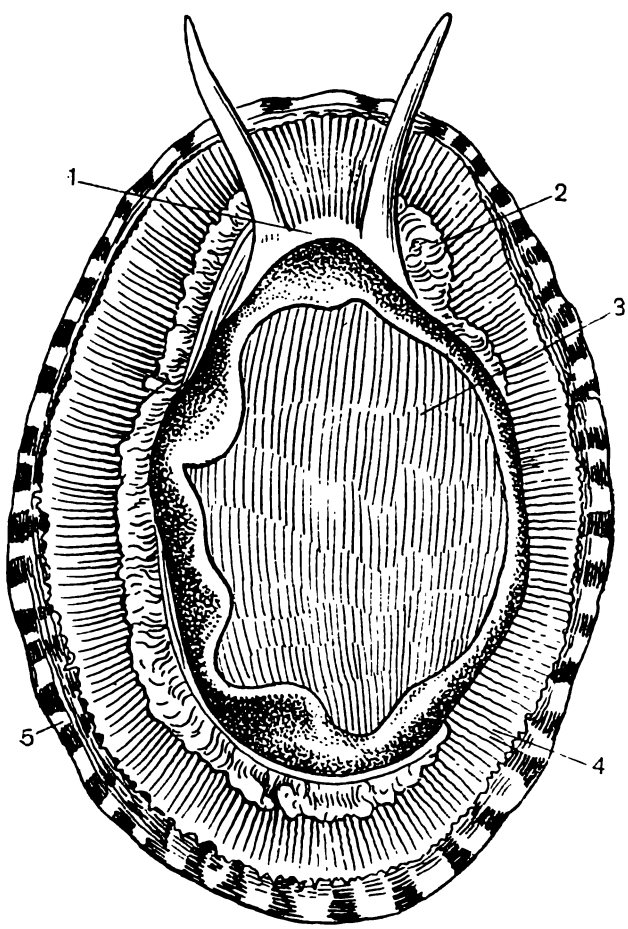
К семейству Patellidae относится сравнительно небольшое число форм. Типичным представителем семейства может служить улитка *пателла* (Patella) (табл. 2). Пателлы обитают в приливо-отливной зоне морей. Они сидят прочно присосавшись к береговым и прибрежным скалам. Их раковина, имеющая форму низкого конуса, плотно прикрепляется к поверхности субстрата даже тогда, когда это шероховатая, размытая шлаковая лава. В этом случае края раковины становятся неровными и зубчатыми, следуя за всеми неровностями поверхности субстрата, что дает улитке возможность плотно прислоняться к ней. Когда моллюска тревожат, он прижимает раковину к тому предмету, на котором сидит, с огромной силой.

Долгое время считался нерешенным вопрос о том, как происходит прикрепление Patella: прикрепляется ли она с помощью секрета особых желез или удерживается исключительно силой присасывания благодаря действию мускула. По-видимому, сначала выделяется небольшое количество слизи из множества одноклеточных кожных желез подошвы ноги, но слизь эта служит не для приклеивания улитки, а для заполнения мелких щелей между подошвой и камнем. После этого начинает действовать со всей силой мускул, кольцевая форма которого только спереди нарушается небольшой выемкой, благодаря чему он имеет сходство с подковой. Мускул напрягается при каждой волне прибоя, а также во время отлива, пока животное бывает открыто действию солнечного света. Такое поведение пателлы привело к сожительству ее с некоторыми животными, например с коловратками, которые на время отлива укрываются под краями ее мантии, находя здесь пристанище, где долго сохраняется необходимая им влажная среда.

На том основании, что края раковины бывают очень точно пригнаны как к гладкой, так и к неровной поверхности скалы, делали заключение, что пателла никогда не меняет своего места. Однако такое заключение оказалось ошибочным. Улитка часто совершает ночные путешествия на расстояние около 1 м. Двигаясь определенным образом всегда в левую сторону, она в конце концов возвращается к исходной точке своего пути и укрепляется на старом месте точно так же, как сидела там раньше. Возвращение моллюска на старое место, называемое часто «чувством дома», определяется многими факторами, в числе которых главная роль принадлежит химическим сигналам. Специфические вещества выделяются в воду как самим моллюском, так и теми организмами, особенно водорослями, которые его окружали. Большое значение имеет и выровненность той небольшой площадки, на которой сидел моллюск. Только в том случае, если место, где улитка живет, претерпело коренные изменения за время ее отсутствия, она решается на поиски нового. Пателла не селится где попало. При выборе места она руководствуется потребностью в достаточно насыщенном водяными парами воздухе; поэтому она предпочитает теневую сторону расщелин скал. Ночные странствования служат преимущественно для утоления голода. Улитка во время передвижения объедает водоросли с поверхности скалы, и обглоданная полоска выдает ее путь: все время, пока животное ползет, его радула находится в действии. Для такого способа питания радула с ее толстыми крепкими лезвиями оказывается прекрасно приспособленным инструментом. Прочные зубцы радулы вполне соответствуют своему назначению — соскабливать обрастания скал, которые в прибойной зоне держатся на них так же крепко, как и сама улитка. Эта работа, однако, ведет к чрезвычайно быстрому изнашиванию ра-

Рис. 9. Брюхоногий моллюск Patella algira (вид с брюшной стороны):

1 — голова с парой щупалец; *2* — вторичные жабры; *3* — подошва ноги; *4* — мантия; *5* — раковина.



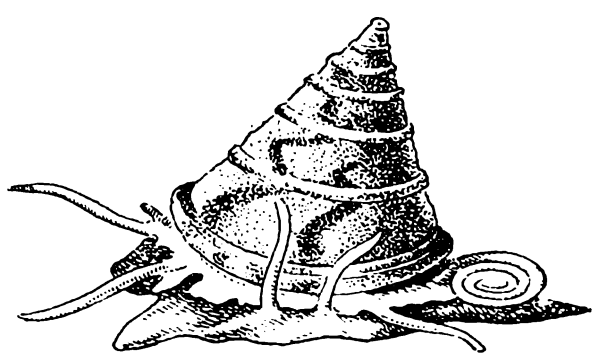
столь же быстром ее восстановлении. Поэтому влагалище радулы, в котором образуются зубцы, необычайно длинно, почти такой же длины, как все тело животного, и закручено спиралью.

В большинстве случаев раковина пателлы малоприметна и покрыта таким же обрастанием, как и камень, на котором улитка сидит. Раковина толста и прочна у видов, обитающих в прибойной зоне, но у маленькой Patella pellucida, живущей у берегов ФРГ на водорослях фукусах, раковина сделалась тонкой и прозрачной, с чудесными переливчатыми зелено-голубыми полосками, которые придают ее окраске сходство с искрящейся на солнце водорослью.

Patellidae широко распространены в различных морях, причем некоторые виды встречаются и в сильно опресненных внутренних морях, как *черноморская пателла* (Patella tarentina), которая проникла и в Азовское море. Этот вид живет на береговых скалах, подверженных действию прибоя, в зоне которого он обычно держится. Иногда эти улитки вползают по скалам и выше уровня воды, так что их лишь обдают брызги прибойных волн. Черноморская пателла, достигающая длины 35—45 мм, употребляется в пищу. Съедобна также живущая в Атлантическом океане Patella vulgata и другие виды.

Некоторые виды семейства Tecturidae достигают относительно больших размеров. Например, размеры *гигантской лотии* (Lottia gigantea), живущей у западного побережья Северной и Центральной Америки, доходят до 7,5 см, тогда как размеры встречающихся в наших северных морях улиток Testudinalia tessellata, Acmaea virginea и A. rubella значительно меньше. Длина раковины наиболее крупных Testudinalia tesselata обычно не превосходит 3 см. Этот вид весьма часто попадается в Кольском заливе и Белом море на глубине до 8 м и по образу жизни сходен с пателлой, так как тоже населяет зону морского прибоя. Другой вид — Acmaea virginea — живет в более глубоких слоях — от 6 до 100 м.

Рис. 10. Calliostoma zizyphinus с щупальцевидными придатками на ноге.



семейства Patellidae, Tecturidae и Lepetidae составляют как бы боковую ветвь развития улиток, выделившуюся в отряде древних брюхоногих, к которому относится большое число форм разного строения, составляющих много семейств. Однако у всех представителей этой группы в той или иной степени проявляются черты, свойственные древним брюхоногим, например примитивная радула, наличие у ряда форм двух предсердий и парных почек, лестничное расположение нервных тяжей в ноге и другие признаки.

Обширную группу в отряде древних брюхоногих составляет семейство *волчков*, или *трохид* (Trochidae), охватывающее около 50 различных родов морских улиток и делящееся на ряд подсемейств. У всех улиток этого семейства правая первичная жабра редуцирована, но сохраняются два предсердия и парные почки. Раковина без щели и обычно спирально закручена в форме конусовидной башенки или башенки с уступами. Очень своеобразна форма раковины у улиток рода *ангарий* (Angaria), живущих в Индийском океане и смежных с ним областях Тихого. У этих улиток невысокие обороты раковинной спирали покрыты отростками причудливой формы.

Обычно у всех улиток семейства Trochidae хорошо развит эпиподий, несущий щупальцевидные придатки, которые у видов рода *трохусов* (Trochus) могут втягиваться в особые влагалища. Они выполняют роль органов осязания. У улиток рода Calliostoma эпиподиальные придатки действуют весьма активно, ощупывая субстрат, они даже могут прилипать к нему. Следует отметить, что у других брюхоногих и головные щупальца, и эпиподиальные придатки при встрече с твердыми предметами быстро убираются или сокращаются.

Из многочисленных представителей семейства Trochidae некоторые имеют большое хозяйственное значение, например представители рода Trochus из Индийского и Тихого океанов. Раковина этих улиток дает превосходного качества перламутр, который используется преимущественно для пуговичной промышленности, причем наибольшее промысловое значение имеет вид T. niloticus, раковины которого добываются у побережья Сингапура, на островах Фиджи и в Новой Каледонии. Раковины более мелкого средиземноморского вида — T. adriaticus — употребляются лишь для ювелирных изделий.

Наши северные моря богаты трохидами: в Баренцевом море живет Trochus occidentalis, несколько видов, относящихся к роду Solariella и к роду Margarites, имеющих кругополярное распространение.

В Черном море живет несколько видов мелких улиток, относящихся к роду *гиббул* (Gibbula), которые держатся в сублиторали, а иногда и очень близко к поверхности, усеивая сплошь береговые скалы. Один из видов этого рода, живущий также

и в восточной части Средиземного моря (G. albida), постоянно встречается на устричных банках. Гиббулы питаются диатомовыми и нитчатыми водорослями, детритом.

Близки к трохидам брюхоногие, относящиеся к семейству *турбинид* (Turbinidae), из которых наиболее интересен род *турбо* (Turbo). Это по большей части весьма крупные улитки с закрученной раковиной, имеющей форму волчка и достигающей размера свыше 20 см. Внутреннюю поверхность раковины покрывает перламутровый слой прекрасного качества и яркого блеска, в связи с чем эти улитки издавна служат объектом промысла. Раковины их идут на различные изделия или употребляются как украшения в натуральном виде; в последнем случае с них удаляются наружные, не имеющие блеска слои и сохраняется один перламутровый слой. Из этого рода на первом месте по промышленному значению стоит T. olearius, который вылавливается у берегов Юго-Восточной Азии, Австралии и Новой Гвинеи. Раковины этого вида достигают массы 2 кг.

Крупные виды рода Turbo, живущие в тропических морях, держатся обычно на литорали и часто поднимаются в супралитораль.

Такой полуземноводный образ жизни в еще большей степени свойствен некоторым представителям другого, близкого турбинидам семейства *неритид* (Neritidae). Среди неритид имеются обитатели и морей, и пресных вод. Из числа улиток, перешедших к полупресноводному или пресноводному образу жизни, один вид (Theodoxus pallasi) живет в Азовском и Аральском морях, в опресненных участках Каспийского моря, а несколько видов заселяют реки, принадлежащие бассейнам этих морей. Это небольшие по размерам улитки с раковиной своеобразной формы, которая может плотно закрываться обызвествленной крышечкой. Рисунок на верхней поверхности раковины крайне изменчив и состоит либо из желтовато-белых пятен на черном или черно-зеленоватом фоне, либо из темных полос, пробегающих по светлой серо-желтой поверхности.

Наиболее часто в Днестре, Южном Буге, Днепре, Доне, а также в их притоках и в некоторых озерах можно встретить одного из представителей пресноводных неритид — небольшую улитку Theodoxus fluviatilis. Она держится обычно близко к поверхности воды на прибрежных камнях, спускающихся в воду корнях деревьев или на стеблях тростника. Часто этих моллюсков находят и выше уреза воды, даже в самое жаркое время дня.

Как и у многих других моллюсков, переход к пресноводному образу жизни отразился на характере развития этих улиток: они утратили стадию свободноплавающей личинки. Развитие зародышей происходит внутри яйцевых капсул, которые откладываются самками иногда на поверхность самой раковины.

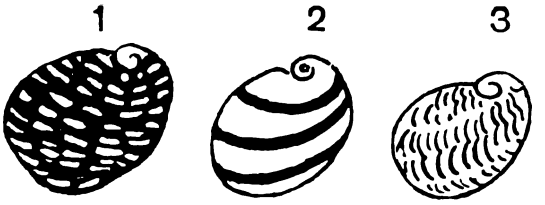


Рис. 11. Пресноводные улитки из семейства неритид:
1 — Theodoxus fluviatilis; *2* — T. transversalis (из Днестра); *3* — T. pallasi (из опресненных участков Черного и Каспийского морей).

Несмотря на то что по строению неритиды довольно далеко уклонились от наиболее примитивных представителей отряда древних брюхоногих, они сохранили еще такие характерные для этих улиток признаки, как наличие двух предсердий.

У ряда семейств, составляющих особую ветвь развития древних брюхоногих и приспособившихся к наземному существованию, мы встречаем сердце с одним предсердием и наряду с этим некоторые новые признаки, носящие черты адаптации к наземному образу жизни. Жабры у моллюсков этих групп нацело редуцируются, а свод мантийной полости служит как легкое. Большинство видов этих небольших по размерам улиток относится к семейству *гелициний* (Helicinidae), распространенных в двух разобщенных областях: с одной стороны — в Центральной Америке и Вест-Индии, а с другой — в небольшой части Восточной Азии, Австралии, на Зондских островах и на островах Полинезии. Гелициниды живут на влажной почве тропических лесов, а частично и на деревьях, сохраняя характерный признак большинства переднежаберных — наличие крышечки, запирающей отверстие раковины,— признак, по которому их можно легко отличить от наземных легочных улиток.

ОТРЯД МЕЗОГАСТРОПОДЫ (MESOGASTROPODA)

У большинства представителей отряда Mesogastropoda имеется одно предсердие и одна почка, а что касается органов дыхания, то у водных обитателей они представлены вторичными жабрами, развивающимися на нижней поверхности мантии, а у наземных видов жабры редуцированы и дыхание осуществляется через поверхность мантийной полости. В строении нервной системы, радулы и половых органов (в большинстве случаев моллюски этого отряда раздельнополы) мезогастроподы представляют более высокую ступень организации, чем представители древних брюхоногих (Archaeogastropoda). На раковине также обычно сохраняется крышечка, иногда весьма сложного строения.

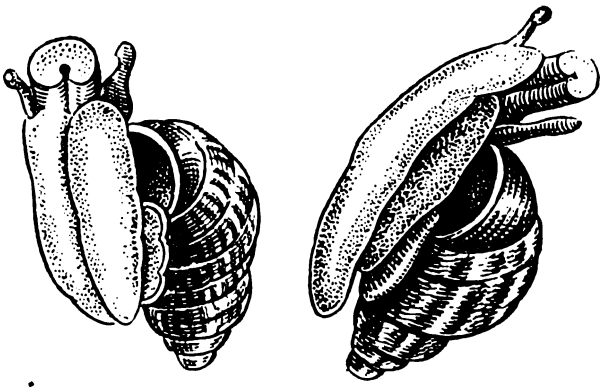


Рис. 12. Две фазы движения циклостомы (Cyclostoma elegans).

Наземными видами отряда Mesogastropoda наиболее богаты тропические и субтропические страны. Некоторые относящиеся к этому отряду улитки приспособились к жизни на деревьях, например живущие на Филиппинских островах представители рода Pterocyclus, обладающие крайне тонкой и нежной раковиной.

Несколько больше, чем о тропических улитках, мы знаем о европейских формах наземных переднежаберных, которые в Европе распространены гораздо севернее, чем в других частях света. Среди опавшей листвы, в лесах под поваленными стволами деревьев, а также на мху, на известковых почвах среди камней можно найти этих маленьких улиток. Одни из них живут под опавшей листвой и ползают опираясь на всю подошву ноги, как широко распространенная Acme polita или другой, более южный вид A. lineata; другие, как *циклостомы* (Cyclostoma elegans), встречаются обычно на известковой почве под камнями на хорошо прогреваемых местах.

Вот как описывает способ передвижения циклостомы З и м р о т: «Заслуживает внимания наличие у этой улитки плоского округлого диска на конце рыльца, давшего основание для ее названия (циклостома —значит круглорылая). Этот диск представляет собой как бы присоску и помогает животному в его поступательном движении. Если извлечь эту зеленоватую улитку из-под опавшей листвы и, положив в стакан, наполненный влажным мхом, поманить морковью или кусочками огурца, то можно увидеть в высшей степени своеобразную форму передвижения. Одна половина подошвы плотно прилегает к стеклу и несколько расширяется. Она остается неподвижной и удерживает животное на месте, в то время как другая половина отделяется от стекла и вытягивается вперед, причем здесь не образуются правильные поперечные углубления подошвы, как у наземной легочной улитки, но возникают неправильные переливы волн сокращения, которые лучше всего можно сравнить с волнующейся под ветром поверхностью нивы; действие этих переливов лежит в основе передвижения у всех водных улиток. Когда же ей не удается почему-либо продвинуться вперед таким способом, она вытягивает рыльце, присасывается его дисковидным придатком и, сокращая тело, подтягивается таким образом вперед».

Среди брюхоногих этого отряда много морских и пресноводных видов.

Морские представители отряда весьма разнообразны, они приспособились к чрезвычайно разным условиям обитания: среди них мы находим и типичных обитателей прибрежной зоны, и формы, населяющие более значительные глубины, и улиток, приспособившихся к планктонному существованию, наконец формы, превратившиеся в наружных или внутренних паразитов различных морских беспозвоночных.

Типичными обитателями прибрежной зоны морей являются представители семейства береговых улиток — *литторин* (Littorinidae). Все литторины живут в приливо-отливной зоне и регулярно оказываются вне воды, оставаясь при этом неподвижными, а иногда и как бы впадая в спячку. Тело улитки глубоко втягивается в раковину, а между краем устья и поверхностью скалы можно видеть образовавшуюся кожистую пленку.

Одна из самых обыкновенных береговых улиток — *литторина* (Littorina littorea) держится на сваях, водорослях, камнях и часто сидит неподвижно в течение долгого времени над уровнем воды. Уползая снова в воду, она захватывает с собой воздух, и если ее потревожить вскоре после погружения, можно видеть пузырьки воздуха, поднимающиеся из воды. Движения улитки медленны: средней величины экземпляр при ползании по стеклянной стенке аквариума двигался со скоростью 0,5 мм/с. Пища береговых улиток состоит из микроводорослей, лишайников. Это позволяет использовать литторин в борьбе с обрастаниями ящиков, в которых разводят устриц.

Береговая улитка Littorina относится к самым распространенным моллюскам северного полушария. В Балтийском море она доходит до восточного берега Борнхольма и Рюгена, а дальше на восток для нее уже оказывается недостаточной соленость воды, хотя в прошлом она была распространена повсеместно на территории так называемого Литторинового моря, очертания которого лишь немного отличались от очертаний современного Балтийского моря, но соленость была выше на 5—6‰. L. littorea встречается на северном и западном побережье Европы вплоть до Португалии. Она обитает также в Белом море и у берегов Канады (от полуострова Новая Шотландия до Лабрадора).

В Белом море, кроме Littorina littorea, живут также другие виды этого рода (L. rudis, L. saxa-

tilis,L. obtusata). Эти виды спускаются и в сублитораль.

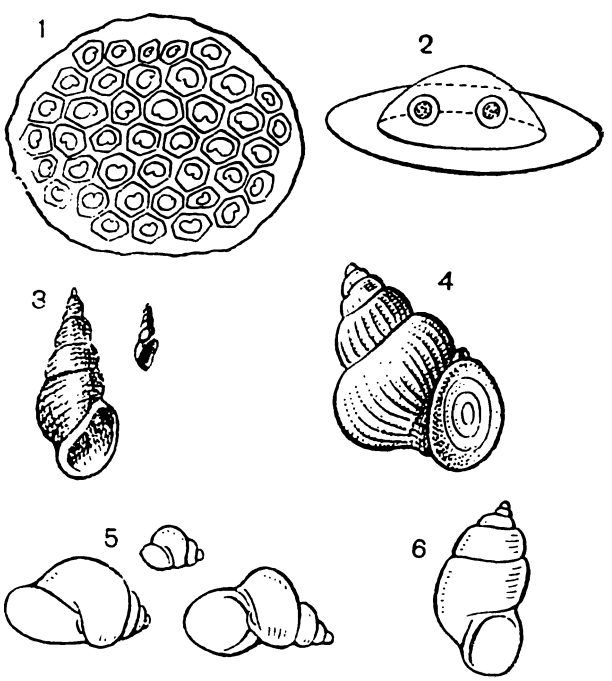
Литторины раздельнополы. Развитие у разных видов протекает неодинаково. У Littorina rudis самцы и самки заметно отличаются друг от друга: раковина самки крупнее и с устьем круглой формы, тогда как у раковины самцов устье более угловатое. L. rudis — живородящая форма, и новорожденная молодь у нее появляется вполне развитой. L. obtusata откладывает яйца, как правило, на слоевища бурых водорослей — фукоидов. Развитие внутри кладки проходит через стадию велигера, и вполне сформировавшиеся молодые моллюски, прорвав с помощью радулы стенку кладки, выходят наружу. У L. littorea кладка «неритическая», она держится вблизи берега. Кладка вскоре распадается на отдельные капсулы, свободно парящие в толще воды. Каждая капсула содержит от 1 до 9 (чаще 3—5) очень мелких яиц (яйца у L. littorea) в 20 раз мельче, чем у живородящей L. rudis и окаймлена дисковидным расширением наподобие широких полей шляпы. Из яйца выходит типичная плавающая личинка — велигер. Выловленные и помещенные в аквариум, через 6—11 дней велигеры опускаются на дно и превращаются в молодых моллюсков. Таким образом, у трех описанных видов литторин характер развития разный, что связано с их обитанием в разных горизонтах литорали: живородящей L. rudis — в верхнем, откладывающей яйца L. obtusata — в среднем и имеющей плавающих велигеров L. littorea — в нижнем.

В странах Западной Европы L. littorea используется в качестве пищевого объекта, причем доступность и дешевизна этой улитки обусловливают ее массовое потребление.

Сходный с литторинами образ жизни ведут маленькие улитки из семейства *риссоид* (Rissoidae). Для них характерна удлиненная раковина с клетчатой скульптурой на поверхности. Некоторые улитки встречаются и на значительной глубине — до 200 м. Виды, населяющие прибрежную зону, обладают, как и литторины, способностью набирать воздух в мантийную полость, причем захваченный пузырек воздуха у зарывшихся в ил улиток время от времени выталкивается наружу, но не отрывается от животного, а остается как бы связанным с ним слизистой нитью, к которой пристают частицы ила. Относящаяся к этому семейству улитка Liliopa, живущая среди водорослей Саргассова моря, случайно оторвавшись от субстрата, сохраняет связь с ним посредством такой же нити и пользуется последней, чтобы снова добраться до водоросли, наподобие того как пауки пользуются паутиной. Питаются риссоиды в основном диатомовыми водорослями, собирая их с поверхности водных растений.

Относительно близки к литторинам улитки семейства *гидробиид* (Hydrobiidae), обитающие в морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнах, а некоторые виды освоили даже сушу. Несколько представителей этого семейства из рода *гидробий* (Hydrobia) обитают в Черном, Азовском и Балтийском морях. H. ulvae — атлантический, бореальный вид, распространенный вдоль берегов Европы от Ла-Манша на юге до Белого моря на севере. Виды рода Hydrobia живут и на территории СССР, причем один из них, H. ventrosa, встречается в солоноватых водоемах Средней Азии, Северного Кавказа и Закавказья, а другой вид, H. steini, живет в прудах и озерах, относящихся к бассейнам Волги, Днепра и в Балтийском море. Гидробии — маленькие улитки, высота башнеобразной раковины которых составляет лишь 4—5 мм. Раковинка закрывается тонкой роговой крышечкой. Гидробии питаются различными водорослями и детритом. Еще меньшими размерами характеризуется другой представитель этого семейства — живущая в Закавказье *ручьевая улитка* (Bithynella adsharica), высота раковинки которой не превышает 1,6 мм. К этому же семейству относятся и мелкие улитки рода Paladilhia, обитающие в ручьях и ракушечных известняках пещер. Эти улитки представлены множеством местных форм, возникших в связи с изоляцией их местообитаний. В подземные воды они переселились, вероятно, во время ледникового периода.

Рис. 13. Брюхоногие моллюски (*3*–*6*) и их кладки (*1*, *2*): *1* — кладка яиц Littorina obtusata; *2* — свободноплавающая яйцевая капсула L. littorea; *3* — Rissoa costata (с п р а в а — в натуральную величину, с л е в а — увеличена); *4* — битиния (Bithynia leachi); *5* — байкальские улитки из семейства Hydrobiidae (с л е в а — Kobeltocochlea maxima, высота раковины 17–21 мм, с п р а в а — Benedictia fragilis, высота раковины 40—50 мм); *6* — гидробия (Hydrobia steini).



Значительно более крупные представители семейства живут в Байкале (роды Kobeltocochlea и Benedictia) и в реках Черноморского бассейна на медленном течении (Lithoglyphus naticoides). Относительно крупные также некоторые представители широко распространенного у нас в пресных водах рода *битиний* (Bithynia).

Bithynia tentaculata, пожалуй, наиболее обычный и широкоизвестный из обитателей текучих и замкнутых водоемов европейской части СССР моллюск. Это небольшая, но хорошо заметная улитка с башнеобразной, заостряющейся к вершине раковиной (высотой 10—12 мм), которая может закрываться обызвествленной крышечкой.

Bithynia tentaculata часто образуют большие скопления на прибрежных камнях, в иле или на водных растениях. Особенно обычны они в пазухах листьев плавающего у поверхности воды телореза. На одном растении телореза иногда можно увидеть десятки особей. Как и у других пресноводных улиток, в развитии B. tentaculata выпадает стадия свободноплавающей личинки. Оплодотворенные яйца улитка откладывает кучкой, причем яйца так тесно прилегают друг к другу, что соприкасающиеся между собой яйцевые оболочки образуют прямые грани, дающие ложное представление о наличии между ними перегородок.

Восточная граница распространения Bithynia tentaculata не заходит далее бассейна Оби. Другой, также часто встречающийся в наших водоемах более мелкий вид рода битиний, B. leachi, образующий ряд разновидностей, проникает и дальше, вплоть до рек бассейна Тихого океана. Наконец, в бассейне Амура живет маленькая улитка B. striata (высота раковины до 10 мм), отличающаяся от своих родственников тем, что ее раковинка украшена продольными ребрышками.

Битинии играют важную роль в распространении глистного заболевания человека — о п и с т о р х о з а.

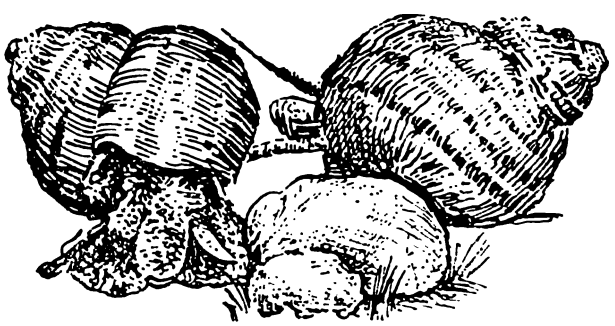
К относительно крупным представителям подкласса переднежаберных, заселивших пресные водоемы всего земного шара, за исключением Южной Америки, относятся улитки семейства *живородок* (Viviparidae). Несколько улиток из рода *живородок* (Viviparus) обычны для наших рек, озер, прудов и даже болот. Наиболее крупными размерами (высота раковины до 60 мм) среди них отличается *уссурийская живородка* (V. ussuriensis), живущая в бассейне Амура, а из европейских видов — широко распространенная у нас в стоячих водоемах от озер до болот *лужанка* (V. contectus). Раковина у лужанки относительно тонкостенная, спирально завитая, бледно-коричневатой окраски с зеленоватым отливом и тремя темно-коричневыми полосами. Окраска раковины сильно изменчива и бывает то более светлой, то более темной. Устье раковины, когда улитка втягивается в нее, очень плотно закрывается роговой крышечкой с ясно заметными концентрическими полосками. Замечательно красива окраска и мягких частей тела этой улитки: у нее на общем темном фоне кожи рассеяны золотисто-коричневые точки. На голове довольно сильно выдается вперед лопастевидное рыло с длинными щупальцами, у основания которых находятся глаза. Правое щупальце у самцов, играющее роль копулятивного аппарата, сильно расширено и отличается закругленной формой. Оплодотворенные в теле самки яйца развиваются в яйцеводе, в концевой части которого при беременности можно находить зародыши более поздних стадий развития. Нахождение разновозрастных зародышей в одной и той же яйцевой трубке делает лужанку удобным и излюбленным объектом для эмбриологических исследований. Размножение происходит, по-видимому, в течение почти всего года, так как и весной, и летом, и зимой можно находить самок с вполне развитыми зародышами, число которых колеблется от 12 до 25. Новорожденные лужанки, которые сразу же начинают вести такой же образ жизни, как и взрослые, отличаются от последних не только размерами, но также и наличием на их раковине конхиолиновых бахромчатых выростов, располагающихся в несколько рядов вдоль завитков раковины, так что последняя приобретает мохнатый вид. Впоследствии эти бахромки отпадают, но еще некоторое время у молодых лужанок можно наблюдать на раковине спиральные ряды точек, соответствующие местам расположения конхиолиновых выростов.

Замечательна выносливость лужанок к низкой температуре: плотно закрывая раковину крышечкой и впадая в оцепенение, они без вреда для себя могут вмерзать в лед и оживать при наступлении благоприятных условий.

Другой широко распространенный у нас вид живородок, Viviparus viviparus, населяет не только пойменные водоемы в долинах рек, но и сами реки, причем речные формы отличаются более толстой и прочной раковиной.

Наряду с живородками наши пресные водоемы населены крошечными улитками, относящимися

Рис. 14. Лужанка (Viviparus contectus).



к семейству *вальватид* (Valvatidae). Они живут на илистом грунте, а также на водных растениях в реках, озерах и прудах. Наиболее распространена Valvata piscinalis, различные подвиды которой населяют и реки, и замкнутые водоемы. Маленькие улитки, высота раковин которых не превышает 8 мм, имеют перистую жабру, способную высовываться из мантийной полости. В отличие от раздельнополых живородок, представители рода *вальват* (Valvata) — гермафродиты. Яйца они откладывают в коконах, которые прикрепляются к субстрату: внутри кокона находится слизистая масса, обволакивающая яйца, а последние как бы подвешены на плотных тяжах. У V. piscinalis, по наблюдениям А. Д. Некрасова, таких яиц в коконе бывает до 31, а у другого вида (V. cristata) их бывает не больше 6 (чаще 1—3 яйца). У последнего вида завитки раковины располагаются почти в одной плоскости, а у других видов можно наблюдать все переходы — от возвышающейся башнеобразной раковинки до плоскодисковидной формы последней. Несколько видов вальват встречается в Байкале, а некоторые виды приспособились к жизни в водоемах пещер.

Относящиеся к этому семейству моллюски, выделенные в самостоятельный род Horatia, живут в Рионской пещере около Кутаиси. Это улитки почти микроскопических размеров (высота раковины до 1,1 мм).

Среди переднежаберных моллюсков большой интерес представляет семейство *микромеланиид* (Micromelaniidae), включающее небольшое число родов. Представители этого семейства живут и в пресных, и в солоноватых водах. Они встречаются в Охридском озере на Балканском полуострове, в озере Байкал, в Азовском и Каспийском морях, в опресненных лиманах Черного моря. Род *байкалий* (Baicalia) эндемичен для озера Байкал и представлен огромным разнообразием форм. Он делится на множество подродов, каждый с многочисленными видами. Размеры моллюсков рода Baicalia сильно варьируют — от 3 до 20 мм. Замечательная картина открывается перед взором аквалангиста, опустившегося на глубину 20—30 м и осветившего фонарем стенки скал: многочисленные мелкие байкалии сидят на их отвесных поверхностях. Байкалии питаются бактериями и микроводорослями. В остальных родах этого семейства весьма ограниченное число видов.

Разнообразные представители живущего в пресных водах семейства *меланиид* (Melaniidae) широко распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, на Зондских островах, Мадагаскаре, в Африке, Центральной и Северной Америке, тогда как в нашей фауне встречается лишь небольшое число видов, относящихся к двум родам — Melanopsis и Melania. Представители первого рода живут в реках, относящихся к Черноморскому бассейну, и некоторые, как Melanopsis acicularis,

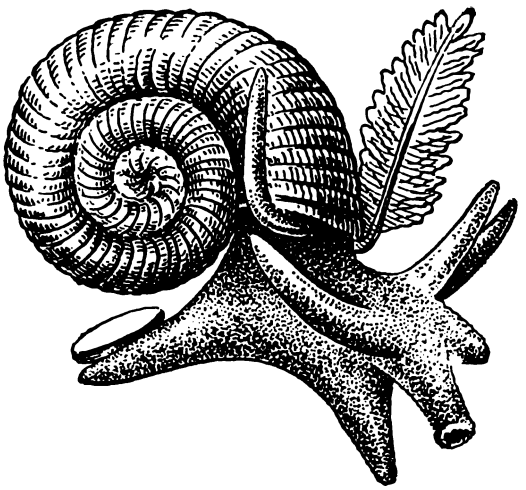


Рис. 15. Valvata cristata, высунувшаяся из раковины.

Рис. 16. Изменение формы раковины у различных видов пресноводных вальват.
Слева направо: Valvata piscinalis v. fluviatilis (широко распространенный в реках вид); V. brandti (Армения, оз. Гокча); V. cristata (вид, широко распространенный в стоячих водах).

обитающие в бассейнах Днестра, Днепра и Южного Буга, достигают значительных размеров (высота раковины до 17—20 мм). Представителем второго рода у нас является единственный вид Melania amurensis, живущий в бассейне Амура и отличающийся относительно крупными размерами (высота раковины до 45 мм). Другие виды этого рода широко распространены от Африки до островов Океании. Некоторые меланииды живородящи, например живущая в озере Танганьика *тифобия* (Tiphobia). У этой улитки раковина причудливой формы.

Заканчивая обзор переднежаберных, приспособившихся к жизни в пресных водах, необходимо упомянуть о самых крупных представителях этой разнородной группы, входящих в семейство *ампулляриид* (Ampullariidae) и распространенных по всему тропическому поясу земного шара. Раковина у них толстая и крепкая. У некоторых видов, она, кроме того, сильно уплощена. Очень своеобразны приспособления этих улиток к земноводному образу жизни и соответственно к дыханию и атмосферным воздухом, и растворенным в воде кислородом. Мантийная полость разделена перегородкой на правую и левую части; в одной части находится жабра, служащая для водного дыхания, другая часть функционирует как легкое. Край мантии, ограничивающий отверстие, сильно вытя-

нут и может складываться в виде длинной трубки; улитки выставляют ее открытым концом над поверхностью воды. Таким образом, улитки дышат некоторое время атмосферным воздухом, находясь на неглубоком месте под поверхностью воды.

Как и многие другие брюхоногие, ампулярииды способны переносить длящуюся годами спячку; при недостатке влаги они плотно закрывают раковину крышечкой. Эти улитки раздельнополы. Яйца самка или откладывает вне воды, или прикрепляет под водой к водным растениям, и тогда их оболочка разбухает, как у икры лягушек. На правой части рисунка 18,*2* показано, как яйца выходят из полового отверстия и, скользя вдоль так называемой генитальной складки, которая тянется до правого переднего угла ноги, соединяются в общую массу.

Рис. 17. Байкалия Baicalia stiedea.

Возвращаясь к тем представителям отряда Mesogastropoda, которые являются типичными обитателями морского дна, прежде всего отметим ряд форм, ведущих малоподвижный или даже прикрепленный образ жизни. В этом ряду форм мы встречаем представителей различных семейств, довольно далеко отстоящих друг от друга в системе. Интересную по своей биологии группу составляет семейство *калиптреид* (Calyptraeidae), один из представителей которого — *китайская калиптрея* (Calyptraea chinensis) живет в Черном море и весьма обычна у берегов Крыма. Это маленькие улиточки с плоскоконической раковинкой, которые держатся на относительно небольшой глубине. Для них характерен протерандрический гермафродитизм — в возрасте одного года особи являются самцами, а в более поздних возрастах они становятся самками. Самцы формируют сперматофоры — капсулы, наполненные массой спермы. Эти сперматофоры свободно плавают в воде. Они попадают в тело самок, прилипая к выделяемой ими слизи, которая служит как ловчая сеть. Сроки созревания и откладки яиц у животных, обитающих в различных географических районах, различны. Так, средиземноморские калиптреи у берегов Неаполя размножаются с января по апрель включительно; живущие в Адриатическом море около Триеста размножаются в марте и апреле, тогда как размножение черноморских калиптрей начинается лишь в апреле и длится до октября. Интересно при этом проявление у калиптрей своеобразной заботы о потомстве, выражающейся в том, что яйца, откладываемые в особые капсулы, не бросаются на произвол судьбы, самка прикрывает их своей раковиной и отчасти ногой.

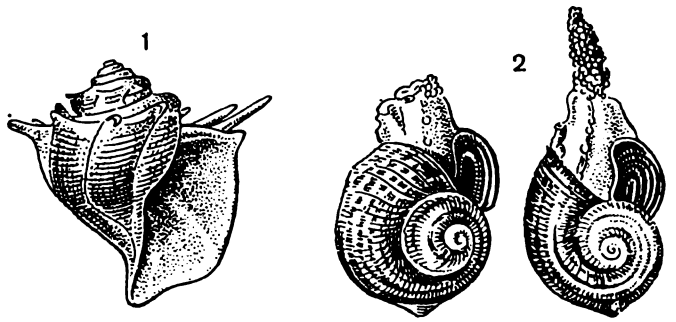
К семейству Calyptraeidae относится также другая интересная улитка — *крепидула*, или *морская сандалия* (Crepidula) (табл. 2), названная так за некоторое сходство ее раковины с сандалией (если смотреть на раковину снизу). У этих улиток раковина имеет удлиненно-овальную форму с очень низкой макушкой, которая обнаруживает едва заметную спиральную закрученность, а на нижней поверхности раковины находится поперечная перегородка с прямым или слегка вогнутым краем. Крепидулы ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к различным предметам посредством известковой пластинки, которая выделяется ногой; при этом обычно образуются длинные цепочки особей, сидящих одна на другой. Часто они поселяются на раковинах устриц, особенно у берегов Северной Америки, откуда крепидула была завезена и к берегам Европы.

Крепидула и калиптрея — фильтраторы, они отцеживают фитопланктон и детрит из придонных слоев воды.

К семейству калиптреид близка улитка *тика* (Thyca), принадлежащая к немногочисленному семейству *капулид* (Capulidae). Эта улитка интересна тем, что живет в качестве наружного паразита на теле морских звезд. В связи с этим раковина ее сильно уплощена, а для прикрепления к телу хозяина у нее на брюшной стороне развилась особая присоска, окружающая ротовое отверстие. Для высасывания соков из тела хозяина служит длинный хобот, который прободает стенку тела морской звезды.

В связи с неподвижным образом жизни резко изменена внешняя форма тела у моллюсков семейства *верметид*, или *червеобразных улиток* (Vermetidae) (рис. 19). Верхняя часть их раковины представляет собой обычную турбоспираль, но нижние обороты ее как бы растянуты, а не свернуты компактно. В силу этого раковины Vermetidae можно принять за трубки сидячих кольчатых червей. Круглое устье запирается роговой крышечкой. На голове животного сидит пара коротких щупалец, на наружной стороне которых находятся глаза. Имеются также два щупальцевидных при-

Рис. 18. Пресноводные брюхоногие:
1 — тифобия (Tiphobia horei); *2* — две последовательные фазы откладки икры ампулярией (Ampullaria gigas).



датка. Ползательная подошва ноги у этих форм редуцирована. Мантийная полость хорошо развита и содержит жабру, состоящую из множества узких листочков. У Vermetidae хорошо развита радула, но при их неподвижном образе жизни они питаются главным образом детритом. Очень своеобразен способ, при помощи которого животные захватывают пищу. Педальная железа улитки выделяет обильную слизь, которая наподобие вуали нависает над устьем раковины. Через некоторое время слизь втягивается и поедается вместе с приставшим к ней детритом.

Принадлежащий к этому семейству род *верметусов* (Vermetus) представлен многими видами, распространение которых приурочено к теплым морям, а отчасти и к морям умеренного пояса. Червеобразные улитки раздельнополы. Самка откладывает яйца в двояковыпуклых капсулах, которые склеиваются в ряд в концевой части раковины. В каждой капсуле содержится по нескольку яиц, из них развиваются велигеры. Некоторые представители этого семейства, например виды рода Tenagodus, живут обычно в теле морских губок.

Относительно близка к рассмотренному семейству совсем крохотная улитка *цекум* (Caecum), высота раковины которой не превышает 1 мм. Правда, сходство здесь практически ограничивается тем, что ее раковина, образовав вначале короткий завиток, растет затем в форме изогнутой дугой трубки и открывается круглым устьем, которое может закрываться роговой крышечкой. Такая форма раковины сильно затрудняет ползание улитки, однако внутренностный мешок не заполняет здесь полости раковины до самого завитка, как у других брюхоногих, и даже отделяется от завитка внутренней перегородкой. Завиток раковины в конце концов отпадает, и раковина становится похожей на миниатюрного лопатоногого моллюска денталиума, с той лишь разницей, что один конец ее трубки замкнут. Передвижение у этой улитки осуществляется посредством ресничного эпителия кожи.

К своеобразным обитателям дна моря, но не в прибрежной зоне, а на значительных глубинах, относятся моллюски, составляющие семейство *ксенофорид* (Xenophoridae) с единственным родом *ксенофор* (Xenophora) и немногими видами. По форме раковины эти улитки несколько похожи на калиптрею с ее несколько уплощенной конусовидной раковиной, но только они значительно крупнее и раковина их расширена по нижнему краю. Наружная поверхность раковины обычно усажена различными чужеродными телами, одинаковыми у одной особи, но различными у разных индивидов. У одних — это раковины двустворчатых моллюсков, у других — раковины брюхоногих, у третьих — иглы морских ежей, которые равномерно выступают над нижним краем раковины ксенофоры.

Рис. 19. Vermetus lumbricalis.

Полную противоположность неподвижно прикрепленным донным формам Mesogastropoda представляют по своему образу жизни пелагические *киленогие моллюски*, составляющие особую группу — Heteropoda. Такое название они получили за строение средней части их ноги, превращенной в килевидный плавник, с помощью которого животные плавают спинной стороной кверху. К ним относятся три семейства: Atlantidae, Carinariidae и Pterotracheidae.

Киленогие водятся только в южных морях, ими богато и Средиземное море (оно представляет собой как бы северный форпост тропической зоны). В Северное море проникают только единичные представители этой группы. Киленогие — типичные планктонные животные со стекловидно-прозрачным телом, за исключением темных глаз и темного внутренностного мешка. Хорошо развитая раковина, сквозь которую просвечивает лиловый внутренностный мешок, сохранилась только у Atlanta. У Carinaria раковина рудиментарна, а у Pterotrachea отсутствует совсем. Как у большинства пелагических животных тропиков, ареалы видов киленогих чрезвычайно обширны.

Все киленогие — прожорливые хищники. Они питаются разными планктонными животными, в том числе и мальками рыб.

Размножение киленогих отличается некоторыми интересными особенностями. Киленогие раздельнополы. Яйца выбрасываются в воду на светлой цилиндрической нити, конец которой часто задерживается внутри женского полового протока, так что яйцо продолжает плыть за самкой. Велигеры снабжены парусом, расщепленным на две — четыре довольно крупные лопасти.

О времени размножения и скорости развития молоди известно очень мало. Но, как и для других настоящих пелагических животных, длительная благоприятная погода, в первую очередь слабые ветры или штиль, содействует наиболее обиль-

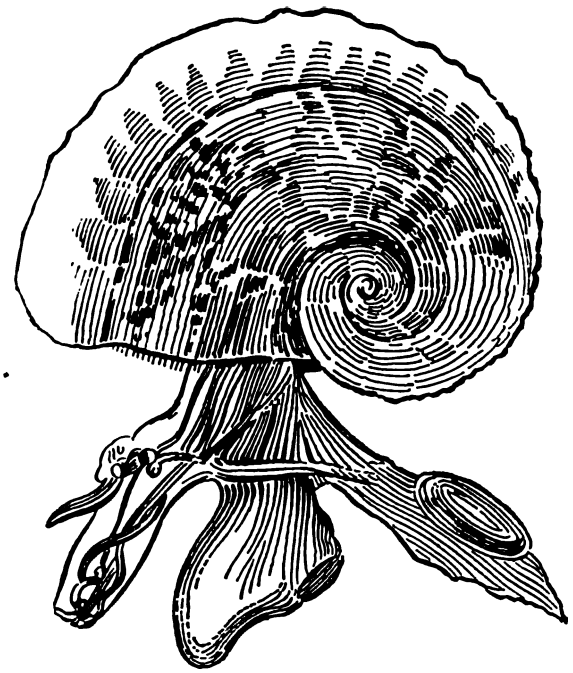


Рис. 20. Атланта (Atlanta peronii).

ному размножению, что ведет к колоссальному увеличению численности моллюсков. В такие периоды удавалось наблюдать очень большие скопления киленогих. Эти скопления сохраняются, пока условия остаются прежними. Шторм же выбрасывает киленогих на берег, который тогда на целые мили бывает покрыт толстым слоем раковин киленогих. Велика выносливость и кажущаяся безразличность к ранениям у этих животных. Преследующий их хищник часто откусывает у них весь внутренностный мешок или переднюю часть тела, а бывали и такие случаи, что попадались особи с откушенной головой, продолжавшие бодро плавать; иногда их даже описывали как новую форму.

Представитель семейства *атлантид* (Atlantidae) — *атланта* (Atlanta) — небольшая улитка, которая целиком умещается в раковине диаметром не более 1 см. Раковина ее завита в одной плоскости. В строении атланты все приспособлено к возможно более равномерному распределению тяжести при плавании. Гребневидное расширение, находящееся на последнем обороте раковины, служит превосходным килем при плавании в перевернутом положении. Наибольшие же изменения претерпела нога. Ее передняя часть (проподиум) сжата с боков и имеет вид плавника. Животное плавает, двигая этим плавником из стороны в сторону. На его заднем конце находится присоска (мезоподиум) — остаток ползательной подошвы. В ней сохранилась хорошо развитая мускульная ткань, тогда как в прозрачном плавнике лишь при тщательном рассмотрении можно видеть диагонально перекрещивающиеся мускульные пучки. На задней части ноги (метаподиум), имеющей вид обособленной лопасти, находится крышечка — оперкулум.

Атланты, как и прочие киленогие, живут в открытом океане; часто с помощью присоски они прочно укрепляются на каком-нибудь плавающем предмете, а если их потревожить, втягиваются внутрь раковины, закрывая ее крышечкой.

Совсем по-другому ведут себя *каринарии* (Carinaria), относящиеся к семейству *каринариид* (Carinariidae). Они значительно крупнее атланты: большинство форм достигает размера человеческого пальца, а попадаются и чрезвычайно крупные представители; например, некоторые глубоководные виды, живущие в Индийском океане, достигают длины 40 см. Раковина у этих улиток немногим больше, чем у атланты, но ее короткий завиток сразу расширяется, так что получается форма, сходная с колпаком. Раковина прикрывает только жабры. Остальное тело в раковину не вмещается, оно вытянуто в длину, имеет вальковатую форму и веретенообразно заострено с концов. Плавник в большинстве случаев присутствует только у самцов. Он имеет присоску, служащую для прикрепления к партнеру во время полового акта и для прикрепления к разным плавающим предметам, что способствует расселению животных. Тело уплотнено расположенными в коже крепкими соединительнотканными клетками, содержащими слизь. Направленный при плавании вертикально вверх плавник, сгибаясь под косым углом то в одну то в другую сторону, сообщает животному медленное поступательное движение. Задняя, как бы хвостовая часть тела бьет из стороны в сторону, и все туловище производит подобные же движения. Животное толчками плывет вперед, с таким же успехом оно может плыть и назад.

Другой представитель семейства каринариид — *птерозома* (Pterosoma) обладает особенной устойчивостью при плавании благодаря форме тела. Позади головы тело крыловидно расширено, и обликом моллюск несколько напоминает скрипку.

Наиболее приспособлена к плаванию *птеротрахея* (Pterotrachea), имеющая тело веретенообразной формы. Этот моллюск, относящийся к семейству *птеротрахеид* (Pterotracheidae), совсем не имеет раковины. Его серебристо-блестящий, украшенный крапчатым узором внутренностный мешок замкнут у заднего края, так что из него выступают только жабры, снабженные сверху и снизу кожистой оторочкой. Задняя часть тела вытянута в виде длинной нити с утолщениями в виде узелков красного цвета. В коже лежат хорошо развитые пучки продольных мускулов. Поэтому животное плавает очень быстро, не только двигаясь с помощью плавника, но и извиваясь всем телом. Птеротрахеи — прожорливые хищники. Их вытянутое хоботообразное рыльце беспрестанно пово-

рачивается из стороны в сторону в поисках добычи. Для птеротрахеид характерна высокая степень развития глаз и органов равновесия, что чрезвычайно важно при подвижном образе жизни. Нервные волокна идут от органа равновесия к педальным ганглиям и дальше к церебральным (надглоточным) ганглиям. Глаз очень велик, имеет форму шара с верхней усеченной частью, снабжен роговицей, линзой и сетчаткой. При раздражении птеротрахеи светятся, особенно их внутренностные мешки, которые испускают красивый голубоватый свет.

Кроме киленогих, к пелагическому образу жизни в открытом океане приспособились моллюски, относящиеся к роду *янтин* (Janthina) семейства *янтинид* (Janthinidae). Известно несколько видов янтин, живущих у поверхности, на границе раздела воздух — вода.

По внешнему облику янтины мало отличаются от других типичных переднежаберных. Округлая или конусообразная раковина янтин своими пропорциями несколько напоминает раковину обыкновенной лужанки, но значительно тоньше и легче, что связано с приспособлением янтин к обитанию в пелагиали. Кроме того, для удержания на поверхности воды моллюски строят из пузырьков воздуха вытянутый в длину особый поплавок. При его построении пузырьки воздуха захватываются подвижным выростом передней части ноги и обволакиваются быстро затвердевающим на воздухе секретом особых слизистых желез. Сама улитка держится на нижней поверхности такого поплавка, или «плота», спиной книзу и в таком положении, расправив у поверхности воды раздвоенные щупальца, пассивно парит в толще воды, ожидая встречи с теми животными, которые могут послужить ей добычей. Пищу янтин составляют главным образом гидроидные полипы из отряда хондрофор — Velella и Porpita, а также и другие в изобилии плавающие на поверхности воды животные. Отмечены случаи поедания одним видом янтин молоди других видов.

Глаза и органы равновесия (статоцисты) у янтин отсутствуют. Однако их щупальца, пронизанные сильно развитой сетью нервных волокон, обладают высокой чувствительностью к изменению освещенности и служат органом осязания. Раковина большинства янтин, особенно обращенный кверху последний оборот, окрашена в яркий лилово-голубой цвет, который делает моллюсков малозаметными на голубом фоне поверхности воды.

Представители рода Janthina — гермафродиты, но мужские и женские половые продукты развиваются у них в разное время. Один из видов рода Janthina — J. janthina — живородящий, другие виды откладывают яйца в небольшие коконы, которые прикрепляются моллюском к нижней поверхности поплавка. Активноплавающие личинки-велигеры некоторое время живут в планктоне.

Янтины — тепловодные животные. Они широко распространены в тропических и субтропических областях Мирового океана. Дрейфуя вместе с течениями, они часто образуют огромные стаи на поверхности воды. Подхваченные течениями, стаи Janthina периодически выносятся в более холодные районы океана, поэтому их можно встретить у берегов Ирландии, Японии и Новой Зеландии. Штормовые ветры часто выбрасывают моллюсков на берег, и тогда их раковины окрашивают пляжи в яркие голубые цвета.

Из числа донных улиток, к которым мы опять возвращаемся, весьма интересен род *криптонатик*, или *пупочных улиток* (Cryptonatica), входящих в семейство *натицид* (Naticidae), представленное многими видами. Криптонатики встречаются во всех наших северных и дальневосточных морях. У них толстая гладкая шаровидная

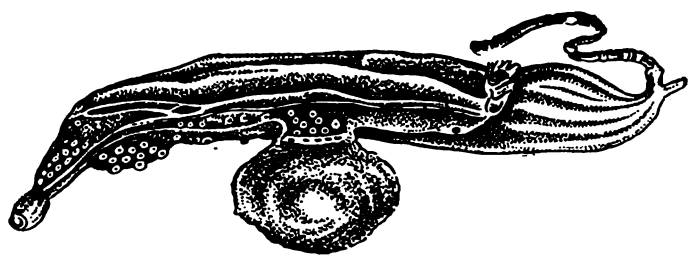
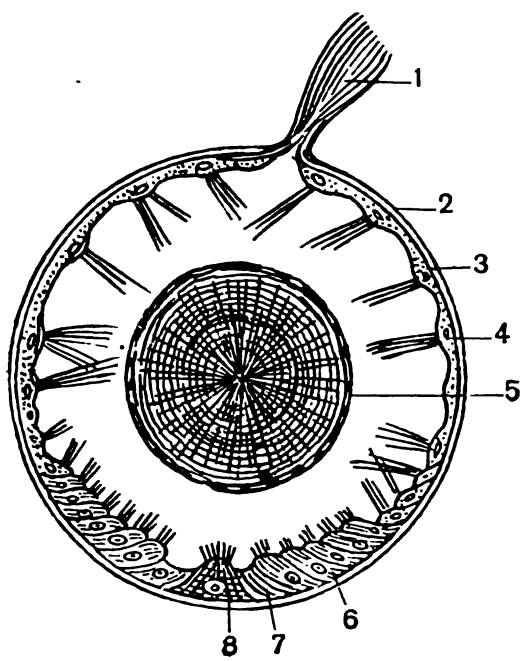


Рис. 21. Птеротрахея (Pterotrachea).

Рис. 22. Орган равновесия птеротрахеи (схематизировано): *1* — нерв; *2* — бесструктурная мембрана, покрывающая статоцист; *3*, *4* — ресничные клетки; *5* — отолит; *6*, *8* — чувствительные клетки; *7* — клетки поддерживающей ткани.



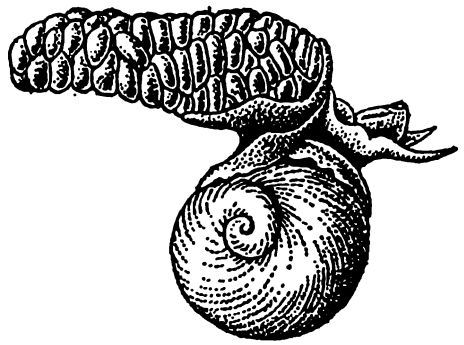


Рис. 23. Янтина (Janthina janthina) и ее поплавок.

раковина с наростом на пупке. Нога имеет резко отчлененный проподиум, который вместе с лопастью метаподиума может частично прикрывать раковину. Хорошо развита обызвествленная крышечка — оперкулум.

Криптонатики имеют много интересных особенностей. Например, будучи хищниками, питающимися в основном двустворчатыми моллюсками, криптонатики для выкапывания последних из ила с успехом используют свою большую ногу. Нога криптонатик может сильно разбухать при накачивании воды в особую водоносную систему каналов. Эти каналы сложнейшей сетью пронизывают толщу ноги, открываются наружу многочисленными маленькими отверстиями и могут закрываться при сокращении специальных кольцевых мышц. До сих пор не удалось законсервировать улитку с ногой в разбухшем состоянии, потому что при малейшем раздражении вода выпускается и нога возвращается к обычной форме. После забора воды отверстия замыкаются, и общим сжатием кожно-мускульного слоя вода вгоняется в расширившиеся разветвленные полости каналов. Улитки обволакивают свою добычу разбухшими частями ноги. Дальнейшее овладение ракушкой не менее своеобразно. Через хоботок, в который вытянута передняя часть головы криптонатик, выделяется секрет слюнных желез, обнаруживающий кислую реакцию. Содержащаяся в секрете кислота растворяет известковое вещество раковины двустворчатых моллюсков (в дальнейшем мы еще встретимся с подобными примерами). Сначала на раковине ракушки образуется размягченный участок, на котором криптонатика с помощью кругообразных движений радулы прогрызает отверстие правильной круглой формы. Тогда в него проникает хобот улитки, и она поедает мягкие части ракушки. Когда улитка находится в грунте, над проподиумом ноги выступает желобкообразный вырост — сифон, через который в мантийную полость поступает вода, необходимая для дыхания.

Способ откладки яиц у Cryptonatica хорошо согласуется с ее способностью к закапыванию в грунт. Яйца она помещает в песочную ямку, стенки которой оказываются густо покрытыми яйцевыми капсулами, помещающимися ряд над рядом так, что возникает усеченный конус, или «кратер». Очевидно, улитка формирует кладку с помощью ноги, совершая вращательные движения и выделяя слизь. Личинки-велигеры криптонатик имеют парус, разделенный на четыре одинаковые лопасти (рис. 24). У моллюсков одного и того же вида, обитающих ближе к тропикам, лопасти паруса у личинок более длинные.

Очень сильное развитие обызвествленной крышечки служит хорошей защитой от нападения раков-отшельников, которые в связи с потребностью в раковине обратились в злейших врагов брюхоногих. Б а у э р считает, что как оборонительные приспособления против того же врага у одних моллюсков (Conus) развились утолщения последнего оборота раковины, у других (Cassidaria, Charonia) — утолщенная наружная губа, у третьих (Murex) — иглы, которыми усажен край устья, напоминающий в этом случае пилу. Вооружение иглами не только наружной губы, но и всей поверхности раковины оказывает также хорошую услугу при защите от другой группы хищников, а именно от морских звезд. Кроме того, у Murex выработался особый защитный рефлекс: если дотронуться до двух лоскутообразных щупалец на задней части ноги, моллюск начинает кувыркаться с неимоверной быстротой.

Близки к пупочным улиткам представители семейства *ламеллярииД* (Lamellariidae), которые, однако, развивались в другом направлении. Мы можем считать у них за исходные формы те, которые имеют шаровидную или более приплюснутую уховидную раковину, как улитки родов Velutina и Sigaretus. У Sigaretus тело еще сходно с телом криптонатики, у Velutina же раковина хрупкая и загибающийся мантийный край частично ее закрывает. По этому пути пошло развитие голых улиток с неуклюжим малоподвижным телом, с внутренней раковиной, которая, несмотря на свою хрупкость, все-таки сохраняет полностью все обороты завитка. Таковы Lamellaria, Marsenia, Marseniopsis, Oncidiopsis и некоторые другие. Моллюски названных родов обитают во всех морях от Арктики до Антарктики. По наблюдениям Б е р г а, они прогрызают круглые отверстия в толстой тунике асцидий, откладывают туда яйца и закрывают отверстие крышечкой из слизи.

Составляющие семейство *церитиид* (Cerithiidae) улитки имеют крепкую длинную башневидную раковину, украшенную многочисленными шишечками. Более крупные из них, обитатели тропиков, замечательны тем, что проникают в устья рек и в болота. Во время отлива они, замкнувшись крышечкой, подвешиваются при помощи затвердевшей полоски слизи к ветвям мангровых деревьев. Наиболее выносливк высыханию средиземноморский вид Cerithium vulgatum.

Относительно небольшое число видов этого семейства встречается в Черном море, а один — Bittium reticulatum — заходит и в Азовское море. В Черном море наиболее обычен Cerithium vulgatum, постоянно встречающийся на устричных банках. Черноморские Cerithium откладывают яйца шнурами в виде неправильной спирали. Они размножаются летом, и их личинки особенно многочисленны в планктоне в июле и августе. Маленькая, с левозавитой раковиной улитка Triphora обнаруживает другую особенность: ее личинки с крупным четырехлопастным парусом длительное время держатся в планктоне (даже после того, как размеры их раковинок значительно увеличатся).

Улитки *ципреи* (Cypraea) (табл. 6) относятся к семейству *ципреид*, или *фарфоровых улиток* (Cypraeidae). Внутренняя часть их раковин тонкая, как бумага, в то время как наружная часть, составляющая последний оборот завитка, очень толстая. Мантия прикрывает раковину сверху или целиком, или большую ее часть. При прикосновении к моллюску его мантия моментально сокращается и убирается в устье. Если снять с раковины Cypraea периостракум, то обнаружится, что у многих видов остракум с наружной стороны необыкновенно красив: он может быть разных оттенков, с мелкими или крупными цветными пятнами или другим цветным узором. Все это издавна привлекало внимание людей, и раковины некоторых видов ципрей служили даже монетами. В наши дни раковины ципрей — излюбленный объект коллекционирования. Хотя раковины этих улиток хорошо известны и раньше широко использовались, их образ жизни мало изучен. По наблюдениям Р у м ф а, ципреи обыкновенно сидят зарывшись в песок, а во время новолуний и полнолуний выползают и держатся на скалах.

Улитки рода Cypraea живут в теплых, преимущественно тропических морях, некоторые виды встречаются и в Средиземном море, но в Черное море не заходят.

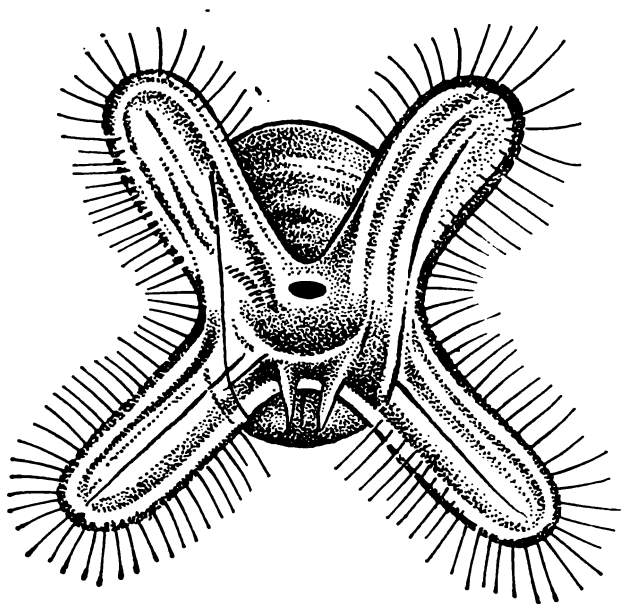
Близкие к настоящим ципреям улитки, составляющие особое семейство *овулид* (Ovulidae), живут на коралловых полипах, которыми питаются.

Своеобразен характер передвижения у видов родов Strombus (табл. 2) и Pteroceras — представителей семейства *стромбид* (Strombidae). У них раковина чрезвычайно тяжелая и массивная, но, несмотря на это, животные довольно подвижны благодаря мощному развитию и расчленению их ноги. Узкая, заостренная, рогатая крышечка посажена на удлиненном метаподиуме; у подошвы особенно активен ее передний край. Опираясь на эти две отдаленные друг от друга точки, улитка может совершать прыжки; за бойкие скачки вперед и назад один из видов получил название фехтовальщика. С большой подвижностью связано и хорошее развитие глаз. Своей заостренной крышечкой стромбиды могут пользоваться как оружием, нанося ею значительные раны, почему они и получили в некоторых местах название чертова когтя. Среди видов рода Strombus отмечена борьба самцов за самку. Борьба возникает между самцом, охраняющим самку, откладывающую яйца, и другим самцом, стремящимся ее оплодотворить. С помощью радулы и челюстей побеждает наиболее агрессивный самец. После откладки яиц и самцы, и самки зарываются в песок, так что на поверхности остаются лишь щупальца с сидящими на них глазами и выступают наиболее длинные шипы раковины.

Некоторые переднежаберные отличаются чрезвычайно развитым хоботом, длина которого равна длине раковины. Хобот может полностью втягиваться, и тогда видно только ротовое отверстие. К этой группе относится большое число видов, ведущих хищный образ жизни. Мы рассмотрим некоторые из них. *Шлемовидные улитки* семейства Cassididae обитают преимущественно в тропиках, из них род *кассидарий* (Cassidaria) водится и в Средиземном море (это северная граница его распространения). Крупная улитка *шлем* (Cassis cornuta) (табл. 3) известна своим коротким завитком и длинным узким отверстием между утолщенными гладкими устьевыми губами. Шлемовидные улитки живут в большинстве случаев на незначительной глубине вблизи берега, на песчаном грунте, в который они целиком или почти целиком закапываются, преследуя ракушек, составляющих их постоянную и излюбленную пищу.

Отметим оригинальную улитку *пеликанья нога* (Aporrhais pespelicani) из семейства *апорхаид* (Aporrhaidae). По наблюдениям Я н г а, этот вид

Рис. 24. Свободноплавающая личинка-велигер криптонатики (Cryptonatica) с разделенным на лопасти парусом.



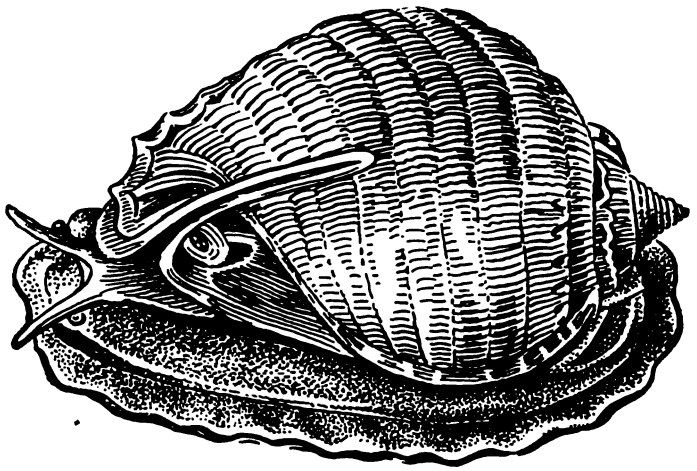


Рис. 25. Улитка шлем (Cassis cornuta).

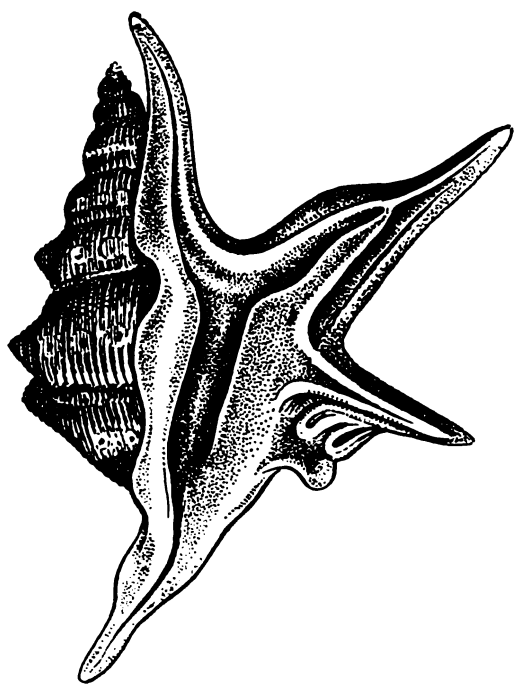
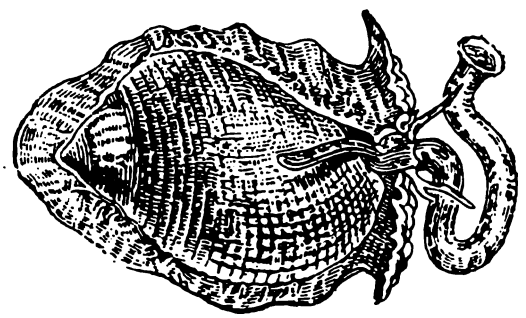


Рис. 26. Пеликанья нога (Aporrhais pespelicani).

Рис. 27. Тонна (Tonna sp.).

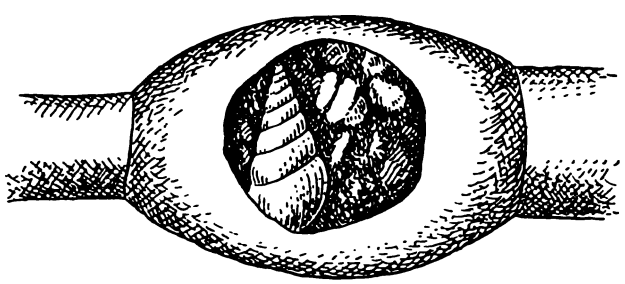


с помощью хобота собирает детрит и живые диатомовые водоросли с поверхности илов.

Улитки, составляющие семейство *тоннид* (Tonnidae), охотятся главным образом на иглокожих — морских звезд, морских огурцов (голотурий), кожа которых содержит известковые включения, а также на морских ежей, имеющих крепкий известковый панцирь. В связи с этими особенностями добычи слюна тоннид содержит кислоту. Известный исследователь моллюсков Трошель, однажды взявший в руки улитку из рода Tonna, увидел, как она выбросила струю слюны, причем мрамор, на который попала слюна, вдруг зашипел. Было установлено, что слюнные железы моллюсков рода Tonna вырабатывают секрет, содержащий от 3 до 4% свободной серной кислоты; в слюне этих улиток были найдены также и другие кислоты, например аспарагиновая. В дальнейшем было доказано, что аспарагиновая кислота приводит иглокожих в состояние оцепенения. Таким образом одновременно достигается ошеломление врага и разрушение его защитного покрова. Хотя серная кислота и не кажется в данном случае наиболее подходящим средством, поскольку она, соединяясь с карбонатом кальция, дает труднорастворимый сульфат, однако она делает панцирь, защищающий звезду или морского ежа, хрупким, что облегчает работу радулы.

Таким же способом, как улитки рода Tonna, справляются с иглокожими и крупные хищные моллюски рода *хароний* (Charonia). Ch. tritonis нападает и на печально известную морскую звезду «терновый венец» (Acanthaster planci), питающуюся мягкими частями кораллов. В начале 70-х годов значительные участки Большого Барьерного рифа, рифы в Красном море и другие рифы буквально были съедены полчищами звезд. В качестве одной из причин огромной численности этих иглокожих называли и интенсивное уничтожение хароний коллекционерами. Последних привлекает красота раковины харонии и ее крупные размеры (до 60 см). В настоящее время во многих районах Тихого и Индийского океанов запрещен вылов

Рис. 28. Глубоководный паразитический моллюск пещерная меланелла (Melanella troglodytes) в мозолевидном утолщении кожи морского ежа.
Рядом с раковиной моллюска видны кучки яиц меланеллы.



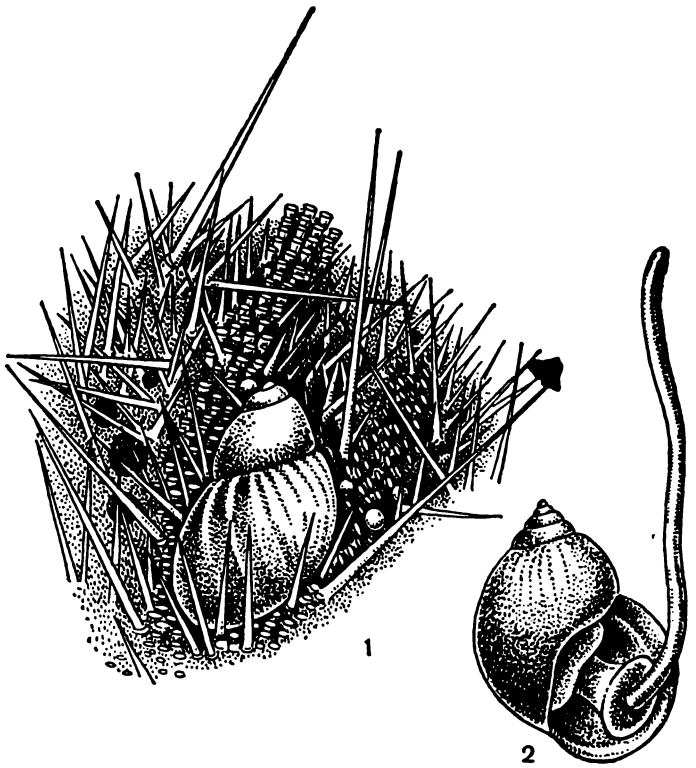


Рис. 29. Паразитический моллюск Stilifer brychius с длинным хоботом (*2*) и на теле морского ежа (*1*).

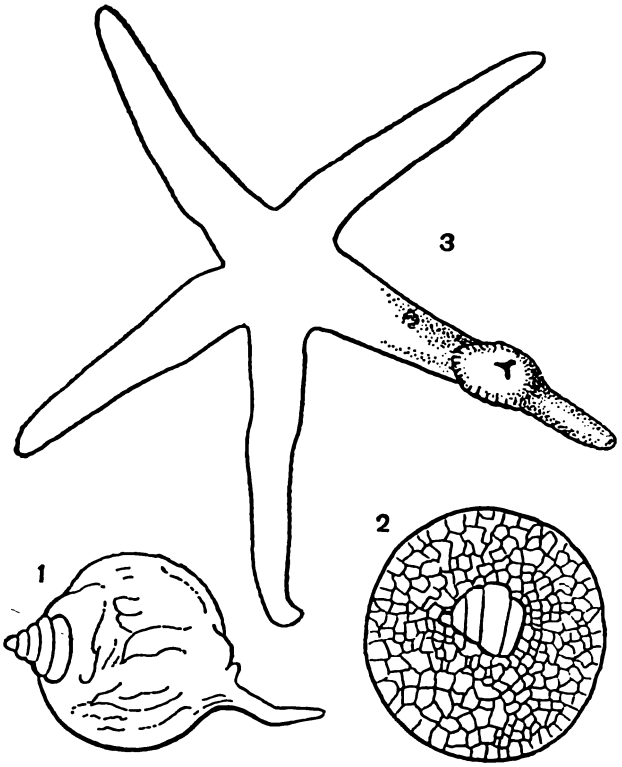


Рис. 30. Паразитическая улитка Stilifer celebensis (*1*) и ее проникновение в тело хозяина (морской звезды Certonardoa semiregularis) (*2*, *3*):

1 — общий вид паразита; *2* — момент погружения паразита под кожу морской звезды; *3* — морская звезда с вздутием на одном из лучей, показывающим местонахождение паразита.

этих моллюсков. Распространение хароний происходит с помощью личинок, достигающих длины более 1 см.

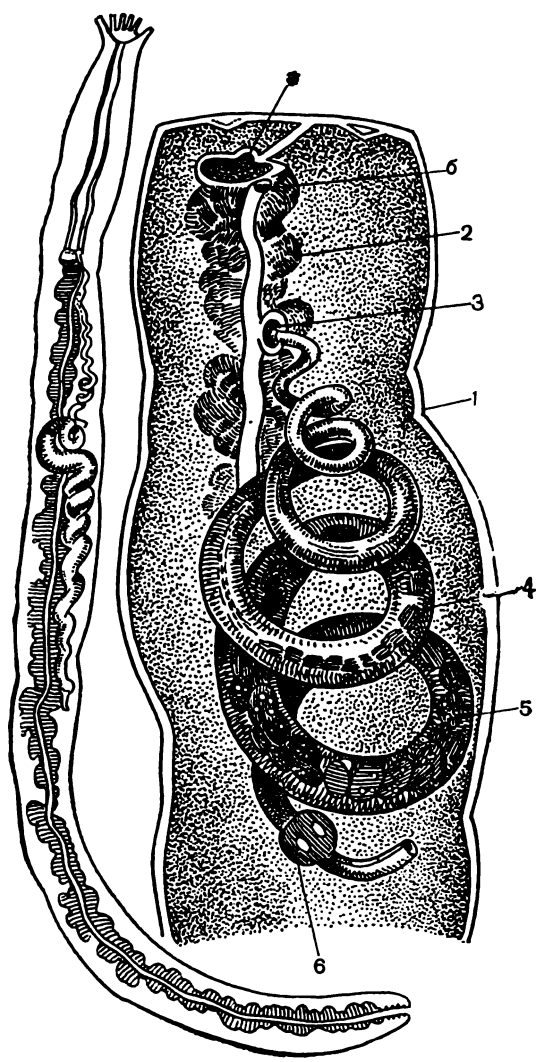
К отряду Mesogastropoda относится также своеобразная группа переднежаберных, носящая название *безъязычных* (Aglossa). У этих улиток мы не находим ни челюстей, ни радулы, а у некоторых паразитических форм редуцируются и раковина, и крышечка, и все их анатомическое строение носит яркие черты приспособления к паразитическому существованию. У относящегося к этой группе богатого видами и широко распространенного рода *меланелл* (Melanella) семейства *меланеллид* (Melanellidae) мы встречаем, с одной стороны, свободноживущие формы, а с другой — ряд форм, в той или иной степени перешедших к паразитическому существованию преимущественно на иглокожих. Так, антарктический моллюск *пещерная меланелла* (Melanella troglodytes) живет в полости мозолевидных утолщений на коже морских ежей. В этих своеобразных «пещерах» происходит и откладка яиц, и выплод молоди. Однако в строении этого вида не обнаружено каких-либо приспособлений к паразитическому образу жизни, наблюдаемых у других моллюсков. Например, Stilifer brychius и некоторые другие виды этого рода обладают длинным хоботком, с помощью которого они сосут соки из полости тела иглокожих, сидя на поверхности их кожи. Это настоящие эктопаразиты: раковина и внутренние органы у них не подверглись редукции. У других представителей семейства наблюдается редукция не только органов чувств, но также и ноги с крышечкой, различных частей пищеварительного аппарата и даже таких органов, как сердце и почки. Хобот же достигает огромных по сравнению с телом размеров, а вокруг его основания развивается подобие воротника, как у улитки Mucronalia, живущей у берегов Японии. У представителей рода Stilifer, живущих в Тихом и Индийском океанах, у основания хобота образуется кожная складка, которая охватывает раковину, покрывая часть ее наподобие ложной мантии. У видов рода Gasterosiphon, обитающих в Индийском океане, раковина уже целиком покрыта ложной мантией, которая срастается в трубку (сифон), прободающую кожу хозяина.

Наибольшая степень изменений под влиянием паразитизма наблюдается у представителей семейства *энтоконхид* (Entoconchidae). Один из относящихся к нему видов (Entocolax ludwigi) встречается в наших северных морях, где он живет в полости тела голотурий рода Myriotrochus. Ни раковины, ни сердца, ни почек

Рис. 31. Личинка паразитического моллюска Entoconcha.

Рис. 32. Паразитическая улитка Entoconcha mirabilis в полости тела голотурии Lapidoplax digitata.

С л е в а — общий вид голотурии с паразитом.
С п р а в а — средняя часть тела голотурии с паразитом (при сильном увеличении): *1* — стенка тела голотурии; *2* — кишка голотурии с идущими вдоль нее спинным (*а*) и брюшным (*б*) кровеносными каналами; *3* — кнопкообразно вздутый передний конец тела паразита; *4* — туловище паразита с просвечивающими половыми органами; *5* — выводковая камера; *6* — семенной пузырек.



не сохраняется у этих паразитов. Однако они раздельнополы и обнаруживают резкие различия в строении самцов и самок. Тело последних имеет вид удлиненного мешка, на одном конце которого находится ротовое отверстие, а на другом — короткая трубка-сифон, посредством которого паразит, находящийся в полости тела голотурии, прикрепляется к стенке ее кишки. Этот сифон ведет в объемистую выводковую полость, куда откладываются яйца в яйцевых капсулах, содержащих обычно развивающихся личинок. В этой же полости находятся обычно и карликовые самцы E. ludwigi, иногда до 46 штук. Строение самца еще более упрощенное, чем строение самки. Тело самца представляет собой продолговатый пузырек, внутри которого помещаются семенник, рудиментарная кишка и немногочисленные тяжи мышц и соединительной ткани. Самцы медленно ползают благодаря сокращению слаборазвитой кожной мускулатуры.

Несмотря на столь резкие изменения в организации взрослых форм, личинки этих улиток сохраняют типичные черты велигеров. Затем наступает так называемый «катастрофический метаморфоз», при котором раковинка с частью внутренностного мешка отделяется от остальной части личинки, а оставшаяся часть заползает в тело хозяина.

ОТРЯД СТЕНОГЛОССНЫЕ (STENOGLOSSA)

Нам остается рассмотреть довольно обширную группу переднежаберных, которая объединяет высших представителей этого подкласса — обитателей морей.

Огромное большинство из них хищники, некоторые виды питаются трупами разных животных.

У этих моллюсков перламутровый слой раковины не развит. Морда вытянута в хобот, способный втягиваться в особое влагалище. Радула носит типичные черты приспособления к плотоядному питанию. У некоторых видов в хобот (чаще в его переднюю часть) открываются протоки дополнительных слюнных желез, секрет которых помогает моллюскам просверливать раковины двустворчатых моллюсков, на которых они нападают. У всех моллюсков этого отряда левый край мантии вытягивается в желобовидный или трубчатый сифон, лежащий в сифональном выросте раковины. В большинстве случаев имеется роговая крышечка.

Все улитки отряда Stenoglossa раздельнополы. Личинки приспособлены к пелагическому образу жизни и имеют хорошо развитый парус с длинными лопастями.

К этому отряду относится очень большое число форм, из которых мы рассмотрим лишь некоторые. Несмотря на то что раковины многих улиток, осо-

бенно тропических видов, хорошо знакомы коллекционерам, образ жизни большинства видов мало известен, хотя ясно, что это хищники или пожиратели трупов. Наличие длинного сифона указывает на присущую этим моллюскам способность закапываться в грунт.

Наиболее хорошо известны улитки из семейства *букцинид*, или *трубачей* (Buccinidae), относящиеся к роду *букцинумов* (Buccinum), который и в наших северных морях представлен несколькими видами. Высота раковины одного из них — B. undatum (табл. 4), обитающего в Баренцевом море, достигает 60 мм, а известная максимальная высота — 161 мм. Этот атлантический, бореальный вид живет на сравнительно небольшой глубине (до 150 м). Он весьма многочислен и в Северном море и в качестве съедобного моллюска служит здесь объектом промысла, часто встречается на устричных банках. Нередко на отливе остается в нижнем горизонте литорали. Питаются моллюски как живой добычей, так и падалью, но сами, в свою очередь, часто становятся добычей хищных рыб. Большая численность молоди наблюдается летом и ранней осенью. Молодые моллюски растут довольно медленно и, по-видимому, только на 4-й год становятся объектом промысла, достигая размера 55 мм.

Промысел этого моллюска особенно развит в Великобритании, Шотландии и Ирландии. Букцинид употребляют в пищу и используют в качестве наживки при рыбной ловле. Там, где промысел Buccinum хорошо развит, например у устья Темзы и в некоторых других местах побережья Великобритании, лов моллюсков продолжается круглый год. С моторных ботов, выходящих в море, на дно спускают ловчие корзины с приманкой. В других местах моллюсков ловят на крабов, которых привязывают к веревке.

Очень близки к букцинуму улитки того же семейства из рода Neptunea. Это самые крупные из брюхоногих моллюсков наших северных морей. Такова, например, улитка N. despecta, раковина которой достигает высоты 246 мм. Эта улитка живет на глубине от 25 до 300 м и встречается у берегов Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли и Кольского полуострова. На раковинах Buccinum и Neptunea часто поселяются актинии, а пустые раковины этих улиток служат приютом для раков-отшельников и некоторых рыб.

В то время как представители родов Buccinum и Neptunea приурочены к северным морям, многочисленные виды рода Nassa из семейства *нассариид* (Nassariidae) распространены по всем морям, за исключением Северного Ледовитого океана. К широко распространенным видам этого семейства относится маленькая улитка *трития* (Tritia reticulata), которая широко известна рыбакам, ловящим рыбу в Черном и Азовском морях, под разными местными названиями. Эту улитку называют то вершей, то ракушкой, то червем, то пиявкой. Трития чрезвычайно затрудняет рыболовство в тех местах, где ее особенно много, так как моментально съедает насаженную на крючок наживку. Этот маленький моллюск, размером 20—30 мм, обладает чрезвычайно красивой раковиной светло-желтой окраски с проходящими по желтому фону голубовато-черной и коричневой полосками, причем вся поверхность украшена слегка извилистыми продольными ребрами, которые пересекают глубокие спиральные бороздки, иногда ярко окрашенные.

Улитка отличается большой подвижностью. Когда ей случается упасть на спину, она вытягивает вбок ногу, щупальца и рыльце и быстро переворачивается обратно. На Атлантическом побережье и в Средиземном море, где тритии многочисленны, можно наблюдать, как во время отлива многие из них остаются лежать на берегу, и тогда видны только их длинные сифоны, торчащие над песком и как бы обнюхивающие окружающий грунт; на дне дыхательной трубки находится осфрадий — орган обоняния. Как только улитка почует добычу, она выбирается наружу и направляется к ней. Это свидетельствует о тонком восприятии моллюском запахов добычи.

Яркое описание улитки верши дают Мейер и Мёбиус: «Улитки верши — настоящие мясоеды. Мы видели, как они нападали на живую морскую звезду, и она не могла их стряхнуть, сколько ни извивалась. Когда в аквариум бросают мясо, они очень скоро чуют его и, где бы они ни находились, тотчас же начинают двигаться, отыскивая его. Те, что сидели у поверхности воды, устремляются вниз, другие, которые ползли вверх, поворачивают обратно. Многие при этом отрывают ногу от стеклянной стенки и падают на дно: таким образом они сразу приближаются на значительную часть пути к учуянной пище и дальше ползут к ней по дну. Те, которые сидели на дне, закопавшись в ил, выбираются из него и также ползут к мясу.

Орган, которым улитка верша чует мясо, помещается, по-видимому, в дыхательной трубке. Улитки вытягивают ее и водят ею из стороны в сторону. К мясу они двигаются не прямым путем, но отклоняясь то вправо, то влево, иногда даже поворачивая обратно, но скоро замечают, что удаляются от учуянной пищи, и возвращаются к прежнему, более короткому пути. По всем их движениям можно заключить, что они руководствуются не световыми раздра-

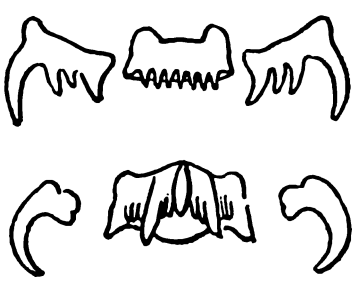


Рис. 33. Радулы хищных моллюсков:
вверху — Buccinum undatum; внизу — Murex erinaceus.

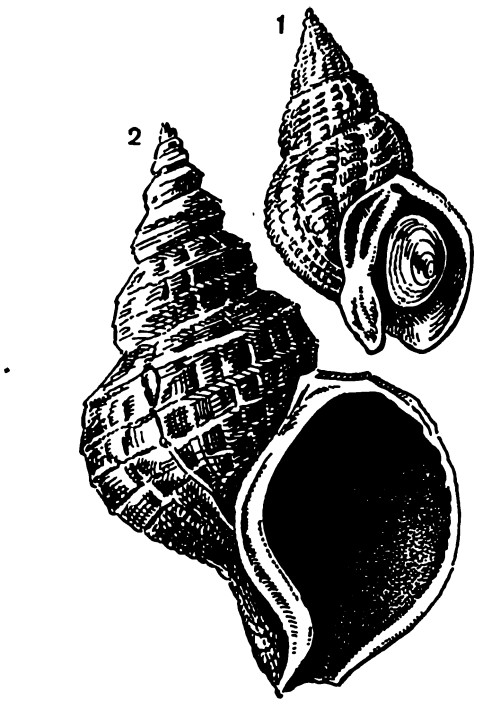


Рис. 34. Улитки семейства букцинид:
1 — Buccinum undatum; *2* — Neptunea despecta.

жениями, но раздражениями другого рода, а именно запахами, которые воздействуют на их орган обоняния. Когда улитка, наконец, прикоснется к мясу, по ее щупальцам и дыхательной трубке проходит содрогание. Светло-красная трубочка хобота высовывается изо рта и начинает сверлить кусок мяса, погружаясь в него.

Вскоре улитки верши со всего аквариума собираются тесной толпой вокруг куска мяса: каждая держится на своем участке, и только поднятый кверху сифон покачивается из стороны в сторону.

Иногда верша пользуется своей ногой, чтобы захватить и удержать пищу. Одна верша только что нашла кусок мяса, как появилась креветка Palaemon squilla и ухватила этот же кусок своими клешнями. Тогда улитка судорожно обхватила кусок своей ногой и не выпускала его все время, пока креветка оставалась тут же и ела вместе с нею».

Питаясь как хищник, улитка верша может просверливать тонкие раковины двустворчатых, на которых часто можно находить следы ее работы в виде круглых отверстий. Однако раковины устриц, особенно взрослых, для нее слишком толсты, и потому она едва ли причиняет вред устричным банкам. Верши различно относятся к несвежему и свежему живцу: первого они съедают гораздо быстрее, нежели второго, которого поедают только тогда, когда он начинает раскисать.

По данным Фреттер, Греэма и других исследователей, тритии — всеядные брюхоногие: они поедают животных и их трупы, растения и детрит.

Относительно близки к улиткам вершам пурпурные улитки, относящиеся к семейству *мурицид* (Muricidae). Раковина мурицид (табл. 2) со сложной скульптурой, состоящей из многочисленных складок, ребер и шипов, нижний край устья вытянут в сифональный вырост, у Murex ternispina превышающий по длине раковину. Характерным для пурпурных улиток признаком служит способность среднего отдела гипобранхиальной железы выделять красящее вещество — пурпур (отсюда и название семейства).

Пурпурные улитки в древности служили для получения пурпура. Теперь искусство его добычи сохранилось только у некоторых рыбаков Средиземного моря, которые этой краской красят свою одежду. Своеобразие пурпурного вещества состоит в том, что, будучи извлечено из железы, оно имеет белый или бледно-желтый цвет, причем разные виды пурпурных моллюсков дают краску разных оттенков. Выставленное на солнечный свет, пурпурное вещество становится сначала лимонно-, потом зеленовато-желтым; пройдя через стадию зеленого цвета, оно становится, наконец, лиловым и чем дальше подвергается воздействию солнечных лучей, тем сильнее темнеет. Тот или иной оттенок красно-фиолетового цвета зависит от способа наложения краски и от толщины ее слоя; таким образом, в руках умелого красильщика есть возможность разнообразить тона. Обычно красящее вещество с помощью упругой кисточки берут с того участка мантии моллюска, где оно вырабатывается, а затем наносят его на ткань, подлежащую окраске.

Пурпурные улитки — хищники и трупоеды. Слизь, выделяемая боковыми отделами их гипобранхиальной железы, содержит ядовитое вещество — энтероамин. Нападая на живых брюхоногих и двустворчатых моллюсков, эти хищники просверливают их раковины. Впрочем, Murex ramosus, живущий у берегов Новой Каледонии, поступает иначе. Его раковина снабжена шипами, сидящими на наружном крае устья, причем один из шипов достигает особенно сильного развития. Захватив небольшую ракушку, улитка плотно зажимает ее между этим шипом и крышечкой, а затем с силой втягивает в свою раковину, при этом ракушка раздавливается, как орех.

В Черном море в зарослях филофоры обитает представитель того же семейства — Trophonopsis breviata, имеющий темно-красную раковину.

Из представителей этого семейства наибольшего внимания заслуживает улитка *рапана* (Rapana thomasiana) (табл. 3) — страшный хищник, в массе пожирающий устриц на устричных банках Японского моря. В 1947 г. рапану впервые обнаружили в Черном море (в Новороссийской бухте), а в последующие годы она широко расселилась почти по всему бассейну. За короткий срок она буквально уничтожила устриц Гудаутской про-

мысловой банки. Считают, что рапана проникла в этот внутренний морской бассейн из Японского моря благодаря переносу ее кладок, прикрепляемых моллюсками к днищам кораблей.

В Черном море рапана размножается в самое теплое время года — с июля по сентябрь. Как установил исследователь черноморских брюхоногих моллюсков В. Д. Чухчин, в каждой стручковидной яйцевой капсуле, которую рапана прикрепляет к субстрату, находится от 200 до 1000 яиц. Если учесть, что моллюск может сформировать сотни яйцевых капсул, как бы собранных в щетку, то плодовитость этого моллюска весьма внушительна.

К врагам устриц на Атлантическом и Тихоокеанском побережьях Северной Америки принадлежит и другой представитель семейства — *устричное сверло* (Urosalpinx cinerea). Несмотря на то что процесс просверливания толстой устричной раковины у этой улитки продолжается довольно долго, она приносит значительный вред, уничтожая главным образом устричную молодь. Можно было наблюдать, как одна и та же улитка нападала подряд на 5 молодых устриц, а если принять во внимание способность к быстрому размножению этого вредителя (одна самка может произвести до 100 штук молоди за сезон размножения), то понятна значительность приносимого им вреда. Жертвой этого моллюска становятся, кроме устриц, также и мидии.

От представителей семейства Buccinidae значительно отличаются по внешности улитки рода *олив* (Oliva), которых выделяют в семейство *оливид* (Olividae). Их блестящие, как бы полированные раковины с замысловатыми и разнообразными рисунками имеют короткий завиток, но последний оборот сильно увеличен и вытянут так, что вся раковина приобретает вальковатую форму, напоминая плод оливы. В отличие от раковины букцинума, устье раковины оливы не имеет сифонального выроста. Головные щупальца утолщены у основания, на их внешней стороне находятся глаза. Нога хорошо развита, с обособленной передней частью — проподиумом, лишена крышечки, мантийный край несет щупальцевидные придатки. Оливы живут исключительно в теплых морях, преимущественно под тропиками, и в некоторых местах встречаются в огромном числе. Они на долгое время закапываются в мягкий грунт или песок, находясь там в вертикальном положении: наружу из субстрата слегка выступает лишь притупленная вершинка раковины.

Как и оливы, исключительно в тропических морях живет улитка *харпа* (Harpa), имеющая ребристую и красиво окрашенную раковину. Ребристость раковины, особенно сильно выраженная на последнем обороте, представляет утолщения наружной губы, указывающие на очень медленный рост раковины или на его частые приостановки. Своеобразным защитным приспособлением этой улитки оказывается способность к самоампутации. При раздражении животное очень быстро втягивается в домик, острый край устья раковины врезается в ногу именно там, где заканчивается идущий поперек ноги синус кровеносной системы, и задний конец ноги отбрасывается.

По красоте раковины Oliva и Harpa могут соперничать с раковинами некоторых представителей

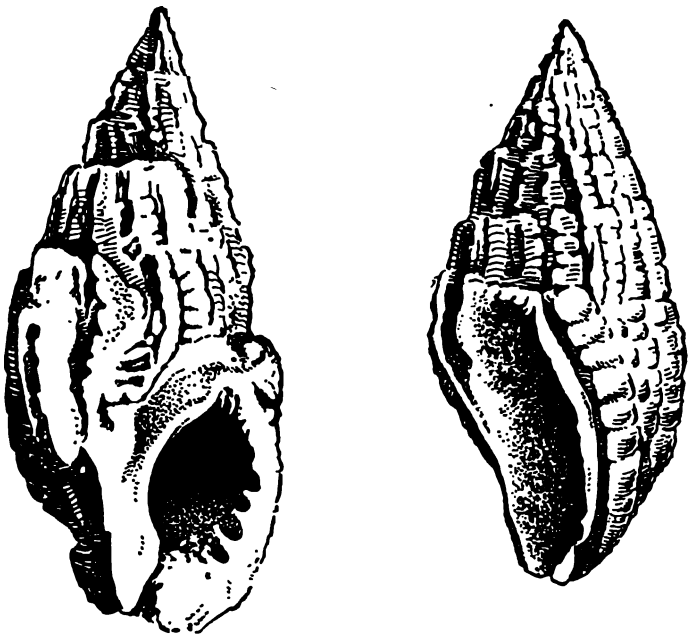
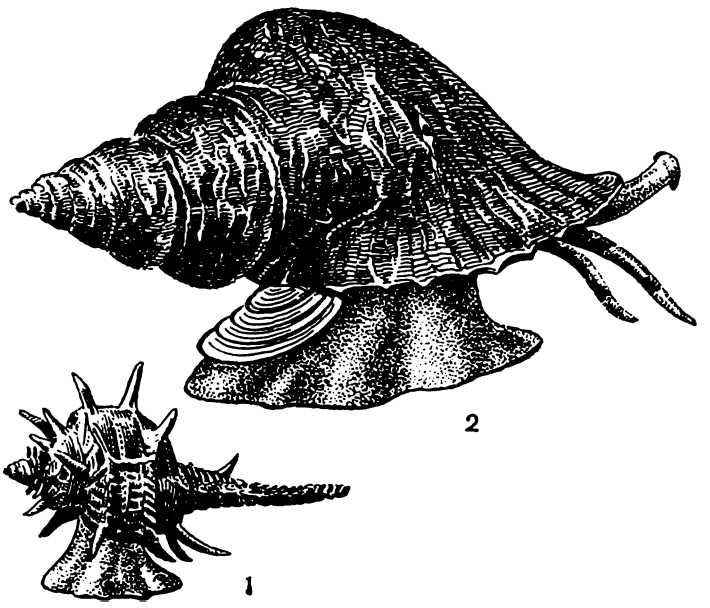


Рис. 35. Трития (Tritia reticulata).

Рис. 36. Тропические моллюски:
1 — мурекс (Murex); *2* — харония (Charonia).



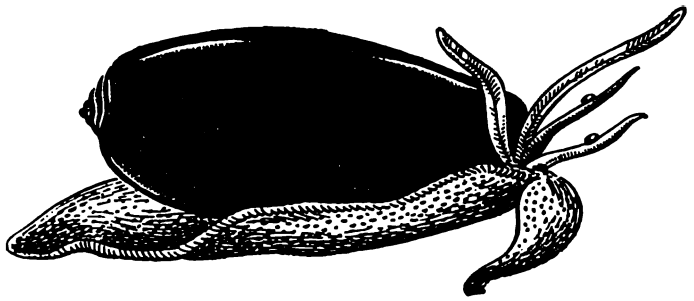


Рис. 37. Олива (Oliva maura).

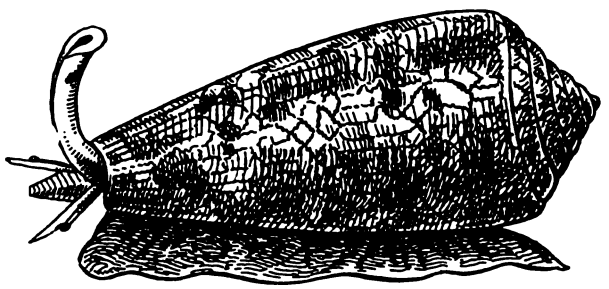


Рис. 38. Текстильный конус (Conus textile).

семейства *митрид* (Mitridae), распространение которого приурочено не только к тропическим морям, но и к морям умеренного пояса. Особенно красива раковина *епископской шапки* (Mitra episcopalis), достигающая 13 см. Однако представители семейства митрид, встречающиеся в морях умеренного пояса, например средиземноморские виды, не достигают столь крупных размеров и столь яркой окраски, как обитатели тропиков.

Как ни сильно вытянута в высоту раковина некоторых митрид, еще более вытянута она у представителей семейства *теребрид* (Terebridae). У них раковина напоминает узкий и длинный винт, особенно когда ее устье плотно закрыто крышечкой.

Наиболее богатый видами, относящийся к этому семейству род *теребр* (Terebra), широко распространен в теплых морях земного шара.

Своеобразной формой раковины обладают также представители многочисленного семейства *конид* (Conidae), особенно богатый видами род *конусов* (Conus), населяющих теплые моря. Их тяжеловесные раковины начинаются коротким уплощенным завитком и оканчиваются узким длинным щелевидным устьем, причем вся раковина в целом имеет почти правильную форму конуса (табл. 6).

Конусы живут на мелководье тропической зоны среди кораллов и зарослей водорослей, они способны закапываться в песок. Еще З и м р о т наблюдал, как маленькая средиземноморская улитка Conus mediterraneus исчезает в грунте. При этом работала главным образом передняя часть ее ноги, тогда как остальная часть ноги оставалась неподвижной. Лишь время от времени она как бы подтягивалась назад вместе со всей раковиной.

Конусы — хищники, нападающие на полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Эти улитки обладают хорошо развитой ядовитой железой. Для нападения используются зубы радулы. У конусов они не совсем обычного строения— напоминают по форме гарпуны, поскольку их сильно вытянутые концы снабжены острыми, направленными назад шипиками. Зубы располагаются двумя продольными рядами, по одному зубу с каждой стороны пластинки радулы. Когда моллюск обнаруживает добычу (делает он это с помощью органа чувств — осфрадия), один зуб радулы отделяется, выходит из глотки, при этом его полость заполняется секретом ядовитой железы, проходит хобот и зажимается его дистальным концом. Далее зуб используется наподобие иглы шприца, и в жертву вливается яд, обладающий паралитическим действием. Его часто сравнивают с ядом кураре, который индейцы Южной Америки применяли для своих стрел. Жителям тех мест, где обитают конусы, хорошо знакомо действие их яда, и они часто предупреждают европейцев, занимающихся сборами раковин, о том, что конусы опасны. У человека яд этих моллюсков вызывает сильное воспаление кожи, известны случаи и со смертельным исходом.

Виды рода Conus благодаря разнообразию и красоте узоров на их раковинах очень ценятся коллекционерами.

Большое разнообразие улиток рода конусов связано с их способностью к образованию местных форм. Этот род, по-видимому, находится в процессе интенсивного видообразования. Один из видов, однако, прекратил свое существование, так как он обитал лишь на одном маленьком острове Филиппинского архипелага, ставшем жертвой вулканического извержения,— интересный пример вымирания в результате действия мощных геологических факторов.

Высшие переднежаберные раздельнополы. Яйцевые капсулы очень разнообразной формы: в виде урн, бокалов, плоских коробочек, располагающихся рядами или кучками. У букцинума яйцевые капсулы крепкие, плоские или двояковыпуклые; их большими массами прибивает к берегам, и рыбаки называют их «морским мылом». П е л ь з е н е р выяснил, что в образовании кладок одного из видов принимают участие выделения педальной железы. Яйца скользят вверх по генитальному желобку, педальная железа выделяет вещество, из которого образуются капсулы, а нога формирует и скрепляет их. Вероятно, у большинства видов яйцевые капсулы образуются таким же способом. Капсулы содержат до 80 яиц, а иногда и больше.

Развитие яиц у разных видов происходит поразному. Так, у букцинума только наиболее сильные эмбрионы созревают до стадии велигера; обыкновенно созревает только один, который питается своими более слабыми и отстающими в росте собратьями. У Nassa, наоборот, обыкновенно созревают все эмбрионы, возникающая в связи с этим теснота приводит к деформации раковинок и крышечек.

ПОДКЛАСС ЗАДНЕЖАБЕРНЫЕ (OPISTHOBRANCHIA)

Заднежаберные значительно уступают переднежаберным моллюскам в многообразии форм, но все же составляют довольно богатую видами группу брюхоногих. Наиболее примитивные представители этого подкласса сохранили в некоторых чертах сходство с переднежаберными. Это сходство выражается не только в чисто внешних признаках формы тела или в наличии спирально закрученной раковины с более или менее возвышающимся завитком, но и в анатомических чертах строения нервной системы, жаберного аппарата и других признаках. Однако бóльшая часть видов заднежаберных в процессе эволюции довольно далеко уклонилась от исходных предковых форм, которые, как можно предполагать, имели типичные черты переднежаберных.

Мантийная полость у заднежаберных, если имеется, сравнительно невелика и расположена на правой стороне тела. Предсердие лежит позади желудочка, а ктенидий — позади сердца (отсюда и название «заднежаберники»).

У очень многих заднежаберных раковина обрастает мантией и в той или иной степени подвергается редукции. У некоторых форм она редуцируется до небольшой пластинки неправильной формы, лежащей под мантией, у других исчезает совсем. Крышечка, запирающая устье, есть только у очень немногих, более примитивных видов. Интересно отметить, что среди раковинных заднежаберных весьма велик процент видов с завитой влево (леотропной) раковиной.

Нога у многих представителей подкласса видоизменяется очень сильно. Известен ряд форм, у которых нога развита чрезвычайно слабо, а у некоторых она редуцируется вовсе. У других, наоборот, боковые стороны ноги разрастаются в широкие крыловидные лопасти, так называемые параподии, которые служат для плавания.

Резким изменениям подвергается также строение органов дыхания. Чаще всего в различных местах тела заднежаберных расположены кожные выросты — вторичные жабры, развивающиеся взамен утраченных настоящих ктенидиев. Вторичные жабры обычно расположены симметрично или вокруг анального отверстия, или по бокам спины, или на нижней стороне особого утолщения мантии на спине животного. У заднежаберных может быть отмечена общая характерная черта во внешней форме их тела — некоторая тенденция возврата к билатеральной симметрии. Эта черта проявляется не только у пелагических форм, но и у форм, которые живут на морском дне и передвигаются ползая, как другие моллюски. Анус у некоторых заднежаберных находится на средней линии спины. У одних видов тело сильно вытянуто в длину и сжато с боков, а у других, наоборот, сплющено в спинно-брюшном направлении и приобретает общее внешнее сходство с формой тела плоских червей турбеллярий.

Некоторый возврат к билатеральной симметрии проявляется также и в строении нервной системы: если у примитивных представителей подкласса, более близких к переднежаберным, мы еще встречаем типичный для последних перекрест плевровисцеральных нервных стволов, то у других заднежаберных эта черта едва заметна.

Из числа типичных для моллюсков органов чувств, как правило, имеются органы равновесия (статоцисты); связанный с жаброй осфрадий имеется у представителей отряда покрытожаберных, к которому принадлежат более примитивные формы подкласса. Характерными для заднежаберных являются находящиеся на голове по бокам рта участки кожи со скоплениями чувствительных клеток, служащие, по-видимому, органами обоняния или вкуса. У ряда форм такие же функции выполняют чувствительные клетки, расположенные на задней паре головных щупалец (ринофорах). Как органы осязания у некоторых заднежаберных развиваются щупальцевидные придатки по бокам рта. Что касается глаз, то хотя у большинства заднежаберных они развиты, но имеют у этих моллюсков второстепенное значение и обычно бывают прикрыты кожей. Сердце у заднежаберных состоит из одного желудочка и одного предсердия и лежит в перикардии. Только у одного рода (Rodope) сердце редуцировано. Непарная почка соединяется с полостью перикардия, а ее наружное выводное отверстие открывается на правой стороне тела или у основания жабры.

Половые железы гермафродитны, и половой аппарат более сложно устроен, чем у переднежаберных. Половая зрелость наступает обычно в течение второго года жизни, и после размножения заднежаберники быстро погибают.

Среди заднежаберных мы встречаем и растительноядные формы, и хищников. У большинства животных хорошо развита радула, а у некоторых, кроме того, рот вооружен кольцом шипиков или многочисленными крючочками. Имеются слюнные

железы и пищеварительная железа, так называемая печень, которая у некоторых заднежаберных распадается на множество отдельных долек. Этот орган служит для переваривания и усвоения пищи, частицы которой захватываются клетками (внутриклеточное переваривание). У некоторых заднежаберных мускулистый желудок имеет на внутренней поверхности твердые обызвествленные пластинки, служащие для лучшего размельчения пищи.

Большинство заднежаберных обитает на морском дне, на песчаном или илистом грунте, причем многие у самой границы воды, так что во время отлива их можно легко находить среди зарослей водорослей или скопления гидроидов. Виды, которые обычно держатся на дне, могут при помощи развитых кожных складок подниматься над грунтом и проплывать небольшие расстояния. Заднежаберники, входящие в отряд крылоногих, относятся к типичным планктонным животным.

Представители подкласса заднежаберных широко распространены в морях, причем большинство видов живет в теплых морях и морях умеренного пояса, но немало их встречается и в холодных зонах, а несколько видов приспособились к жизни в устьях рек (острова Палау и Флорес в Микронезии).

ОТРЯД ПОКРЫТОЖАБЕРНЫЕ (TECTIBRANCHIA)

У представителей отряда *покрытожаберных* в большинстве случаев имеются раковина и мантийная полость, которая открывается на правой стороне тела. Среди относящихся к этому отряду видов мы встречаем значительное разнообразие форм, различающихся не только по внешнему облику, но и по образу жизни. Мы рассмотрим наиболее характерных представителей отряда.

Наиболее примитивными из всех заднежаберных и наиболее близкими по своему облику к переднежаберным могут считаться моллюски рода *актеонов* (Actaeon) — представители семейства *актеонид* (Actaeonidae), которые сохранили не только башневидную спирально закрученную раковину, но и крышечку. Род Actaeon включает небольшое число видов. Наиболее известен из них A. tornatilis, встречающийся на Атлантическом побережье Европы и в Средиземном море.

Резко отличается от актеона по облику *ацера* (Acera bullata) из семейства *ацерид* (Aceridae). Тело этого животного удлиненно-цилиндрической формы; голова приплюснута и как бы тупо обрублена спереди. Мантия сзади несет нитевидный придаток, который может сильно вытягиваться и сокращаться. Биологическое значение этого придатка не выяснено, но по виду он несколько напоминает хвостовой придаток, имеющийся у некоторых киленогих улиток, например у Pterotrachea. Тонкая эластическая раковина ацеры яйцевидной формы и небольших размеров, так что моллюск уже не может целиком спрятаться в нее. Крупные экземпляры этого вида в вытянутом состоянии при ползании достигают размера 4 см.

Хорошо развитая нога с широкими кругловатыми лопастями по бокам служит не только для ползания по субстрату, но и для плавания. Если животное спокойно лежит на дне или ползет, боковые лопасти ноги загибаются вверх и прикрывают не только бока тела, но и середину спины и часть раковины. Но достаточно вынуть моллюска из воды или чем-нибудь его потревожить, как все туловище настолько сильно сокращается, что оказывается целиком скрытым под лопастями ноги, и животное в таком состоянии приобретает вид мягкого, покрытого слизью шарика, на котором из-под свернувшихся лопастей ноги можно видеть лишь маленький участок раковины треугольной формы. Об образе жизни этой улитки Мейер и Мёбиус приводят следующие данные. Более крупные экземпляры Acera вылавливаются в течение зимы и весны, тогда как летом, в июле, можно находить лишь молодь длиной 3—5 мм, а также пустые раковины среди отмершей растительности. Из этого можно заключить, что ацеры живут лишь один год — от одной весны до другой. В Кильской бухте, где изучали жизнь этих животных, они принадлежат к весьма обычным формам, населяющим участки дна с илистым грунтом, заросшим водорослями, и держатся обычно среди отмершей растительности, на которой они находят богатую пищу. При содержании в аквариуме они охотно едят не только растения, но также и мясо.

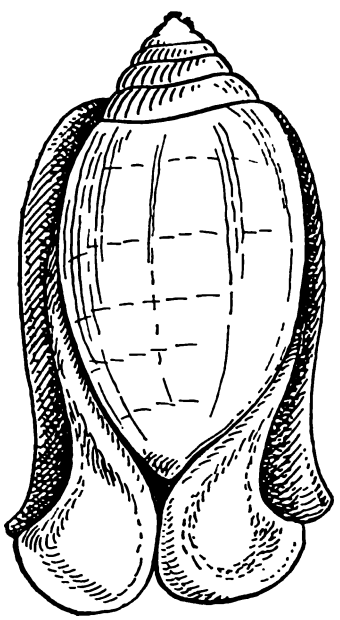


Рис. 39. Актеон (Actaeon tornatilis), вид со спинной стороны.

«Acera, или улитка-шарик,— пишут упомянутые исследователи,— почти непрерывно находится в движении. То она ползет по дну, то поднимается по стенкам аквариума. Иногда она подвешивается снизу к поверхности воды, сильно изогнув при этом свое тело. При ползании она то опускает, то приподнимает голову и изгибает переднюю часть туловища то направо, то налево, а приподнятые вверх ножные лопасти то смещаются вперед вместе с нижней частью ноги, обнажая часть раковины, поверх которой они лежат, то снова,

отодвигаясь назад, покрывают последнюю. Если эти последние движения становятся более частыми, чем обычно,— это признак того, что наша улитка собирается плыть, а такой способ ее передвижения можно было бы назвать полетом в воде. Ее желтая раковина скользит все быстрее и дальше то вперед, то назад, движения переднего конца тела становятся ритмичными, а разгибания и обратные загибания ножных лопастей становятся все сильнее и шире, пока, наконец, их удары не отталкивают всего тела от дна. Теперь уже животное движется, все выше и выше приподнимаясь в воде над дном и покачиваясь в разные стороны, пока не повисает довольно грациозно в прозрачной толще воды. Когда эти движения достигают предела своей интенсивности, нога делает по 2—3 сильных удара в секунду: при расхождении лопастей ноги получается вогнутая с нижней поверхности плоскость. Одновременно передний конец тела сгибается вперед или назад, и, пока это происходит, животное несколько опускается в воде, но новый удар по воде растянутых лопастей ноги скачком вновь поднимает животное вверх в косом направлении. После нескольких минут такого быстрого движения удары по воде становятся слабее, и улитка начинает падать ко дну. Часто, прежде чем достигнуть последнего, она делает несколько сильных ударов, которые поднимают ее вверх, но уже не до прежней высоты. Силы ее слабеют, она падает на дно, бьет только краями лопастей вверх, несколько раз помахивает ими, а затем складывает их спокойно над раковиной и переходит к ползанию».

В аквариумах ацеры откладывают яйца иногда уже с января, тогда как в самой Кильской бухте Мейер и Мёбиус лишь в мае и июне находили их икру в огромных количествах.

Характерны и наиболее эффектны моллюски из отряда покрытожаберных, принадлежащие к роду *морских зайцев* (Aplysia) и к роду *долабелл* (Dolabella). Это самые крупные формы заднежаберных. Некоторые особи достигают массы 400 г и более. Род Aplysia включает довольно большое число видов, широко распространенных в теплых морях земного шара.

Чуть вогнутая раковина морского зайца с тонким внутренним известковым слоем утрачивает у взрослых улиток ясную спиральную закрученность, отчетливо выраженную у молодых; ее с полным правом можно рассматривать лишь как рудимент настоящей раковины. На голове морского зайца находятся две пары чувствительных щупалец, а по бокам тела приподнимаются кверху мощные боковые разрастания кожи — параподии. Они закрывают с боков середину спины. Часть ноги, которая служит для ползания, сужена и сильно вытянута. Окраска морских зайцев очень красива: она бывает темно-фиолетовой с разбросанными по этому фону круглыми белыми пятнами;

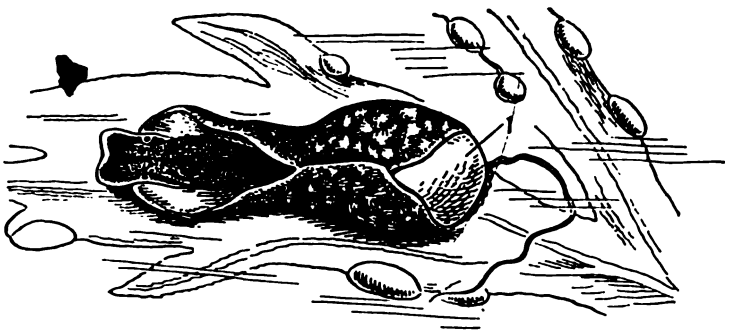


Рис. 40. Ацера (Acera bullata) в спокойном положении на водоросли: боковые лопасти ноги завернуты на раковину (*1*).

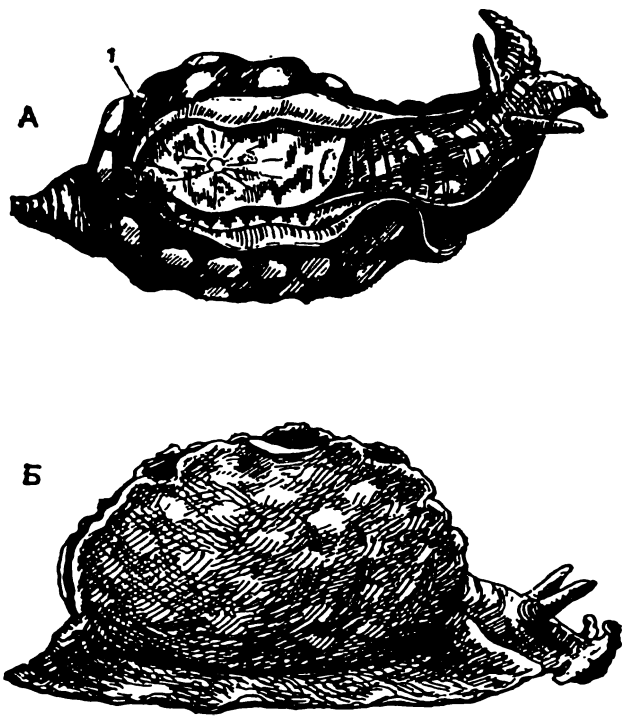


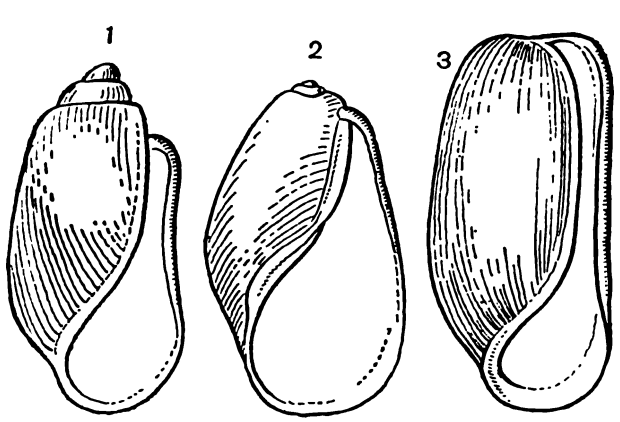
Рис. 41. Морской заяц Aplysia depilans:
А — вид сверху; *Б* — вид сбоку; *1* — раковина.

эти пятна могут быть рассеяны по охряно-желтому фону; могут преобладать грязно-серые и желтоватые тона без резко очерченных пятен. Aplysia могут хорошо плавать в течение довольно долгого времени. При этом параподии расправляются в стороны, и по ним пробегают спереди назад резкие волнообразные сокращения, как на грудных плавниках ската, и эти волны сокращения охватывают свободный край обеих параподий, затухая лишь там, где эти последние срастаются над задним краем мантии.

Морской заяц может присасываться задней частью ползательной подошвы к стеклянной стенке аквариума, причем тело его свободно свешива-

ется в воде под любым углом наклона. Так он держится довольно крепко, как если бы у него на заднем конце ноги была присоска. Однако как только моллюск начинает ползать по дну, видно, что присоски у него нет. Возможность такого присасывания, по-видимому, обусловлена сокращением поперечных мускульных пучков, расположенных в плотной хвостовой части ноги, начинающейся от места сращения параподий. Будучи, как и все другие заднежаберные, гермафродитами, морские зайцы при спаривании могут поочередно играть роль самца или самки; наблюдалось образование цепочек из копулирующих особей; в таких цепочках можно было насчитать до 12 моллюсков. Оседание на дно велигеров Aplysia стимулируется присутствием водоросли ульвы. Морские зайцы растительноядны и весьма прожорливы, подобно змеям глотают пищу целиком, а для размельчения заглоченной пищи у них служат твердые пластинки, выстилающие изнутри стенки мускулистого и объемистого желудка. Зубцы вывороченной вперед радулы захватывают пищу снизу, а также справа и слева и при обратном втягивании радулы тащат ее в глотку косо по диагонали вверх и назад. Если захваченный кусок пищи оказывается слишком большим, моллюск изрыгает его посредством обратного движения зубцов, причем незаглоченная пища выходит в закрученном наподобие веревки виде. Как на характерную особенность морских зайцев можно указать на их способность выделять при раздражении красящее вещество пурпурного или белого цвета. Это вещество называют чернилами. Оно является средством защиты от хищников. Есть данные, показывающие, что чернила содержат бром и вещества, похожие на холин. Морские зайцы получают их из красных водорослей, которыми питаются. При контакте с очень медленно растворяющимися в воде чернилами другие животные заметно снижают свою подвижность.

Рис. 42. Раковины покрытожаберных, живущих в северных морях СССР:
1 — Retusa pertenuis; *2* — Philine lima; *3* — Cylichna alba.



Некоторые представители отряда покрытожаберных постоянно живут и обычны в наших северных морях. На относительно небольшой глубине в Северном Ледовитом океане встречается Retusa, имеющая кругополярное распространение; несколько видов Cylichna и Philine, а также Scaphander обитают в Белом море (Cylichna alba, C. scalpta и др. и беломорская разновидность Philine lima).

ОТРЯД БЕСПОЛОСТНЫЕ (ACOELA)

У большинства относящихся к этому отряду моллюсков имеется колпачковидная или ухообразная раковина. У некоторых видов раковина частично или полностью прикрыта покровами спины, содержащими известковые тельца. У ряда форм раковина целиком редуцировалась. Мантийная полость или отсутствует, или ее объем значительно меньше, чем у покрытожаберных. Перистая жабра (ктенидий) расположена с правой стороны тела между краем мантии и ногой.

К этой группе принадлежит моллюск, носящий название *зонтик* (Umbrella botanicum). Он живет у берегов Австралии, высота его тела достигает 19 см. Тело этого животного похоже на усеченный конус, нижнее основание которого составляет очень массивная нога, а верхняя поверхность прикрыта кругловато-яйцевидной раковиной со слегка поднимающейся вершиной. Вся боковая поверхность ноги покрыта бородавчатыми выростами, а передний край имеет глубокую вырезку, против которой лежит голова животного. На голове находится пара плоских околоротовых чувствительных щупальцевидных придатков и пара ринофоров, в продольной щели которых помещаются органы обоняния. Между основанием ринофоров имеется пара глаз.

Эти животные ведут малоподвижный образ жизни. Интересны наблюдения над поведением моллюсков, когда они случайно оказываются вне воды. Животные не съеживаются, как можно было бы ожидать, а, наоборот, приподнимают раковину, обнажая жабру и часть кожи спины. Таким путем увеличивается дыхательная поверхность и тем самым создаются более благоприятные условия для кожного дыхания. В период размножения эти моллюски откладывают икру длинными лентами, которые в виде спиральных завитков прикрепляются к морскому дну.

Близки к Umbrella моллюски из рода *плеуробранхусов* (Pleurobranchus) (табл. 8). По внешнему облику P. testudinalis имеет некоторое сходство с черепахой, что и запечатлено в его названии (от лат. testudo — черепаха). Раковина этого вида целиком закрыта мантией, снабженной на переднем крае вырезкой, через которую высовываются ринофоры. Окраска моллюска замечательна. Ри-

нофоры оранжевого цвета, а грубые щитообразные выпуклости спины окрашены в коричневый цвет, но разных оттенков: у одних животных они бывают светло-коричневыми, у других, наоборот, они темные, а разделяющие их бороздки выглядят как белоснежные полоски, поверх которых в некоторых местах проходит красивая карминно-красная линия. Окраска спинных покровов моллюсков обусловлена отложением в клетках различных конечных продуктов обмена веществ. Например, белые полоски представляют собой отложения кристаллов мочевой кислоты.

ОТРЯД ГОЛОЖАБЕРНЫЕ (NUDIBRANCHIA)

У представителей этого отряда (табл. 9, 10) отсутствует раковина, ктенидий исчезает и заменяется вторичными жабрами, располагающимися или симметрично вокруг ануса, или на спине, или же на особом спинном утолщении мантии, носящем название нотума. У некоторых видов жабры отсутствуют и дыхание осуществляется всей поверхностью кожи.

Голожаберные моллюски представлены многими видами, составляющими более 40 семейств. Однако это большое разнообразие голожаберников распадается на две группы. Наиболее типичными представителями одной из них можно назвать виды рода *дорисов* (Doris) семейства *доридид* (Doridae), а типичными представителями другой — виды рода *эолидий* (Aeolidia) семейства *эолидид* (Aeolididae). У видов, относящихся к роду Doris, вторичные жабры образуют венчик вокруг анального отверстия и способны втягиваться в общее влагалище. Анус расположен на средней линии спины ближе к заднему концу тела. Тело этих моллюсков по внешним признакам как бы возвращается к двусторонней симметрии, нарушенной лишь тем, что половое и выделительное отверстия смещены на правую сторону. В отличие от видов рода Doris, у видов рода Aeolidia анальное отверстие лежит на правой стороне. Вторичные жабры, как правило, располагаются продольными рядами по бокам спины, лишь иногда — поперечными. Кроме того, у моллюсков этих групп имеются и анатомические различия, в частности в строении радулы и печени. У видов рода Doris печень — это цельный массивный орган, а у видов рода Aeolidia она состоит, как правило, из трех долек, распадающихся на ветви, которые заходят внутрь вторичных жабр. На вершине каждой жабры находится особый мешочек, сообщающийся с просветом печеночного выроста и открывающийся наружу маленьким отверстием. Любопытно, что эолидиды, питающиеся гидроидными полипами, не переваривают их стрекательные клетки, а накапливают их в упомянутых мешочках и используют для собственной защиты и нападения.

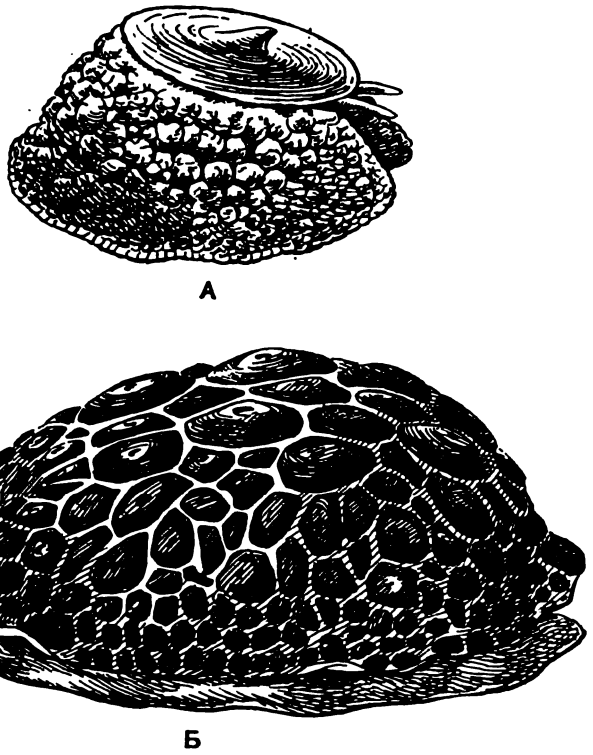
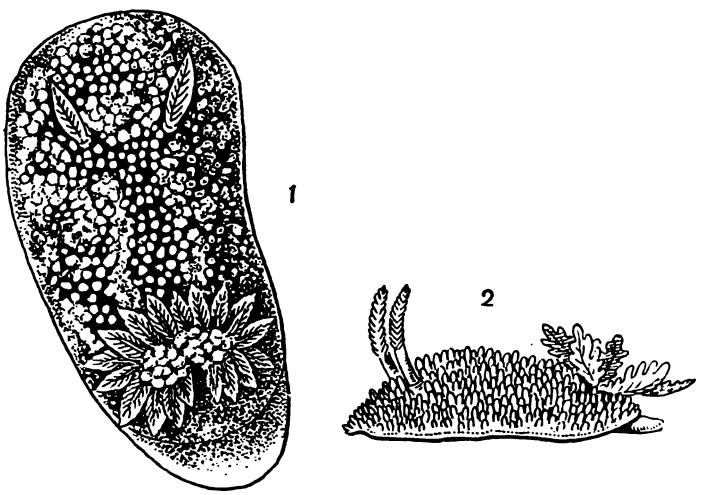


Рис. 43. Заднежаберные моллюски:
А — улитка-зонтик (Umbrella mediterranea); *Б* — плеуробранхус (Pleurobranchus testudinalis).

По образу жизни доридиды относятся к чисто донным животным с весьма слабой способностью к плаванию. Виды рода Doris, живущие в Атлантическом океане и в Средиземном море, характеризуются несколько уплощенным телом, а нотум имеет неровную бородавчатую поверхность и содержит многочисленные известковые включения — элементы кожного скелета. Венчик жабр и щупальца при раздражении могут быстро втяги-

Рис. 44. Голожаберные моллюски:
1 — Doris verrucosa; *2* — Acanthodoris pillosa (вид сбоку).



ваться, и животное в таком состоянии приобретает особенную плотность, компактность. Виды этой группы крайне разнообразны по окраске: от матово-коричневой, сходной с окраской грунта, на котором моллюски живут, до ярко-красной у тех форм, которые населяют коралловые рифы в тропическом поясе. Чудесную голубую окраску имеет голожаберник Glossodoris, живущий в Средиземном море. Многие виды обитают и в наших северных морях: Acanthodoris pillosa, Onchidoris bilamellata, O. muricata и некоторые другие. Acanthodoris pillosa и виды рода Onchidoris довольно обычные обитатели каменистой литорали Кольского полуострова, встречаются и в Белом море. Acanthodoris pillosa, длиной до 30 мм, размножается в середине лета, откладывая яйца в нижнем горизонте литорали на водорослях фукусах. Интересна отмеченная К. М. Дерюгиным периодичность появления и исчезновения этого голожаберника: в тех местах, где он был в изобилии несколько лет назад, нельзя было найти ни одного экземпляра, а еще через ряд лет он опять там появился и в большом количестве.

Рассматривая другую группу голожаберных, к которой принадлежат виды семейства Aeolididae, семейства Dendronotidae и др., следует остановиться на характерных особенностях внешней формы тела многих из этих моллюсков. У видов рода Aeolidia кожные выросты расположены поперечными рядами и так густо покрывают верхнюю часть тела животного, что оно приобретает некоторое внешнее сходство с метелкой.

Еще более своеобразную форму благодаря древовидно разветвленным выростам (жабрам) имеет Dendronotus frondosus. Жабры расположены на переднем конце удлиненного тела, а также двумя продольными рядами вдоль спины этого животного; кроме того, жабры в форме звездчатых розеток сидят по краю углублений, из которых высовываются щупальца. Интересно, что спинные жабры в случае их отрыва могут быстро регенерировать. Спина у некоторых видов этой группы голожаберных красивого красного цвета, а спинные выросты окрашены в светло-коричневый цвет. Вообще окраска голожаберников изумляет своей красотой и изяществом.

Зимрот обнаружил в своих сборах голожаберника Doto чудесного карминно-красного цвета и так описывает свою находку: «Особенно сверкали крупные спинные придатки колбообразной формы, как бы покрытые шишечками. И все же, несмотря на эту окраску, мы долго не замечали этой улитки, пока она сидела на красных водорослях, которые были выловлены нами с некоторой глубины. Окраска ее тела и водорослей совершенно совпадала, а спинные придатки очень походили на спорангии, и таким образом получалась весьма совершенная покровительственная окраска». Совершенно иное значение имеет яркая окраска у эолидид. Это — предупреждающая окраска. Рыба, которая схватывает моллюска, тотчас же его выплевывает, так как получает ожог от выстреливших стрекательных клеток (о них мы уже упоминали выше).

Некоторые представители эолидид встречаются в Белом и Баренцевом морях: Doto coronata, Aeolidia papillosa, Coryphella verrucosa, C. sarsi и др.

Другие голожаберники — их более 10 видов — обитают в Черном море. Многие из них исследованы А. О. Ковалевским. В Азовском море живет Tenellia adspersa. Это один из массовых видов своеобразного биоценоза — биоценоза обрастаний, состоящего из животных многих групп, селящихся на различных субстратах и сильно зависящих друг от друга.

Из тропических форм интересен приспособлением к плаванию и окраской голожаберник Glaucus. Он подвешивается к поверхности воды с нижней стороны, вытягивая и распластывая длинные, расположенные группами спинные выросты, а газы, скопляющиеся в его кишечнике, придают этим выростам значение также и гидростатического аппарата. Моллюск пассивно плавает у поверхности моря, причем в его окраске проявляется та же закономерность, как и в окраске многих морских рыб: сторона тела, обращенная книзу (в данном случае—спина), имеет блестящую серебристую окраску, тогда как обращенная кверху брюшная сторона темно-синего цвета, цвета морской воды. Таким образом, у этого голожаберника весьма совершенная покровительственная окраска. Яйца, откладываемые в виде спиральной ленты, приклеиваются к парусу хондрофор, причем самих полипов моллюск предварительно съедает.

Самые крупные голожаберники семейства Dendronotidae — обитающие в Средиземном море и в Атлантике Tethys fimbria и T. leporina.

Виды рода *тетис* (Tethys) и виды близкого к нему рода *мелибе* (Melibe) имеют крайне причудливую форму тела: их рыло окружено широкой воронкообразной и бахромчатой по краю лопастью — своеобразным ловчим аппаратом для поимки добычи. Замечательна и окраска тетис: она белого цвета с черным узором, а спинные выросты имеют красноватый оттенок. Образ жизни этого голожаберника весьма разнообразен: он может и плавать у поверхности, и ползать по дну, и даже закапываться в грунт. По наблюдениям Крумбаха, в Адриатическом море бывает два периода, когда этот моллюск ведет пелагическое существование. «При спокойной погоде, — пишет он, — можно часто видеть тетис плавающей у поверхности моря. Она подвешивается тогда снизу к поверхности воды при помощи подошвы ноги и ловит своим черпаком молодых рыбок и всякую другую живность. Но это подвешивание обусловлено не силой поверхностного натяжения воды, а скорее

эту улитку можно уподобить суденышку с низкими бортами, образованными краями ее ноги, причем спина здесь заменяет киль. В таком положении она медленно продвигается вперед, попеременно то вытягивая, то сокращая свое тело... Когда тетис хочет опуститься на дно или, наоборот, подняться со дна к поверхности, она плывет в толще воды посредством волнообразных движений подобно какой-нибудь планарии, а по дну она ползает довольно живо на широко расправленной подошве своей ноги. В толще же самого грунта она продвигается крайне медленно. Способ и характер ее питания довольно хорошо изучен... На поверхности воды она захватывает наряду с растительным также и животный планктон, в том числе и рыбью молодь. На дне она ловит преимущественно ракообразных и офиур. Ловчим аппаратом ей служит окружающий ее рот воронковидный черпак, который снаружи и особенно на внутренней поверхности покрыт чувствительными щупальцами; в стенке этого черпака, у основания которого находится рот, проходят радиальные и кольцевые мышцы. Когда тетис ловит добычу у поверхности, она действует своим ловчим аппаратом как вершей, когда же охотится на дне, она накрывает им добычу сверху. При этом тетис, по-видимому, не отбирает добычу, а залавливает все, что движется и что имеет определенную консистенцию. Только уже во рту делается отбор пищи...»

Кладка имеет вид студенистой, спирально закрученной ленты. На конце ее — комочек липкой слизи с пристающими к ней песчинками, т. е. плавучий якорь, который держит ленту с икрой в определенном положении у дна. После полового акта и откладки икры животные умирают. Интересно отметить, что Tethys принадлежит к тем морским животным, которые способны к свечению.

Очень своеобразны представители семейства Phyllirrhoidae, ведущие настоящее планктонное существование. К этому семейству голожаберников принадлежит всего 2 рода, которые распространены исключительно в теплых морях. Тело моллюсков этого семейства сплющено с боков и приобрело рыбообразную форму, особенно у видов рода Phyllirrhoe. На голове расположена пара ринофоров, жабры редуцированы. Нога сведена до степени рудимента (у рода Cephalopyge) или вовсе исчезла. Многие виды этого семейства способны при раздражении светиться. Как и у других животных, свечение обусловлено химическими веществами, относимыми к люциферинам и люциферазам. Эти вещества вырабатываются клетками специальных желез.

Как уже было отмечено, большинство голожаберников — придонные виды. Виды, живущие как планктеры, составляют исключение. Путь же от придонного существования к существованию в пелагиали мог осуществиться вначале благодаря временной, а потом и постоянной связи голожаберников с другими планктонными животными, например хондрофорами, к которым голожаберники часто прикрепляются.

ОТРЯД КРЫЛОНОГИЕ (PTEROPODA)

В этом отряде нет такого разнообразия форм, как в предыдущих. Это стоит в связи с более однородным характером среды, которую населяют эти улитки, так как все они ведут планктонный образ жизни. Характерным морфологическим признаком улиток этого отряда служит развитие пары более или менее крупных боковых разрастаний ноги, называемых параподиями и выполняющих роль плавников. У всех крылоногих также хорошо развиты органы равновесия — статоцисты, имеющие большое значение для животных, свободно плавающих в толще воды. Все крылоногие — гермафродиты, причем мужские половые продукты созревают раньше, чем женские.

В процессе эволюции этого отряда обособились две ветви.

Одни формы, в большинстве сохранившие свойственную и их предкам раковину, приспособились к питанию исключительно морским микропланктоном, что отразилось на ряде черт их организации. В месте соединения обеих параподий-плавников у них лежит ротовое отверстие, окруженное губообразными лопастями ноги. Голова с парой щупалец слабо обособлена от туловища, челюстной аппарат и радула развиты относительно слабо, но в желудке имеются пластинки, служащие для перетирания пищи. У некоторых форм, относящихся к этой группе, вместо раковины имеется стекловидно-прозрачный хрящевой домик.

Другая группа крылоногих утратила раковину и приспособилась к хищному способу питания тоже планктонными, но более крупными животными. Голова у этих форм довольно четко обособилась от туловища и несет две пары щупалец и часто весьма сложно устроенный ротовой аппарат, приспособленный к поимке и умерщвлению добычи. Радула хорошо развита. Глотка, которая у некоторых форм может высовываться наподобие хоботка, иногда вооружена присасывательными придатками. Хорошо развитые челюсти в виде пластинок с острыми зубцами могут втягиваться в особые карманы и высовываться вновь. Твердые пластинки на внутренней стенке желудка отсутствуют. Раковины личинок сначала имеют блюдцевидную, а затем приобретают трубковидную форму. Однако при дальнейшем развитии раковина, как и парус, отбрасывается; на веретеновидном теле личинки образуется 3 ресничных пояска, из которых задний сохраняется очень долго. У представителей рода Halopsyche молодь развивается внутри организма матери и выходит наружу через разрыв ее тела, вызывая гибель животного.

Большинство видов крылоногих моллюсков обитает в тропических водах. Обычно они держатся не у поверхности воды, куда поднимаются во время суточных миграций. Тела крылоногих прозрачны, но не так, как у Phyllirrhoe. Некоторые крылоногие имеют блеклую, другие — ярко-красную или оранжево-красную окраску тела.

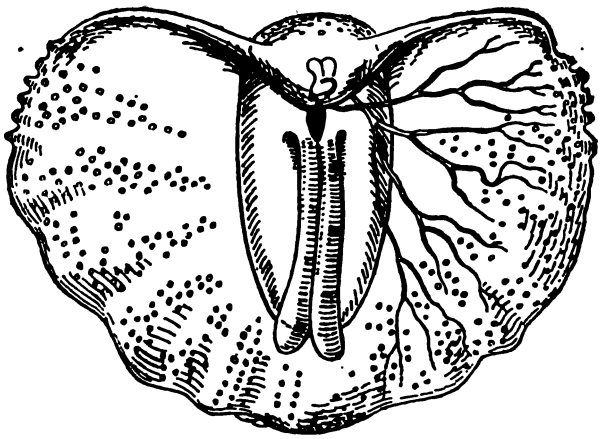
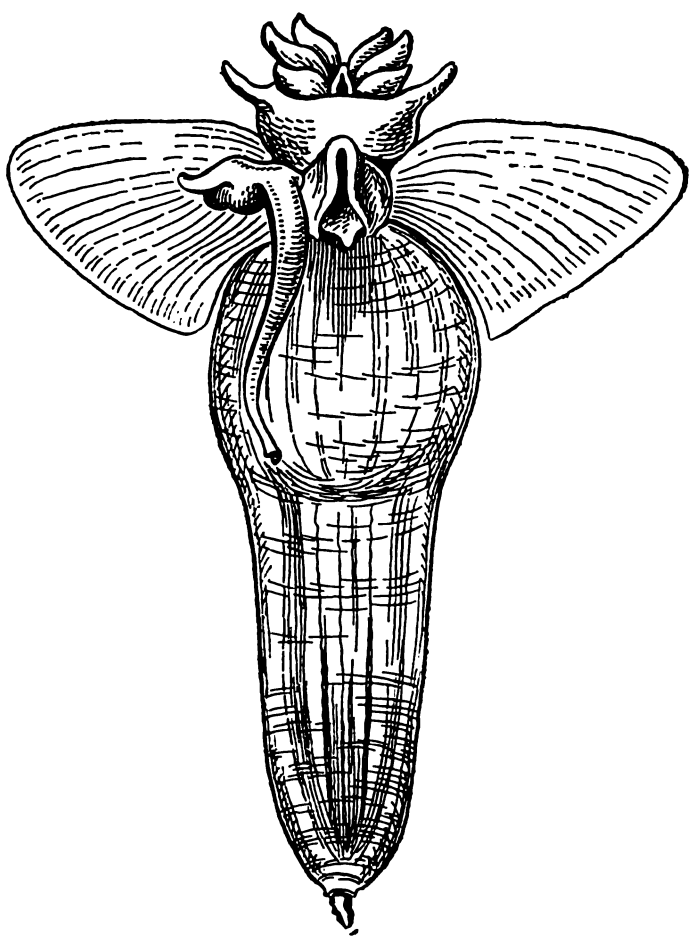


Рис. 45. Глеба (Gleba cordata).

Рис. 46. Морской ангелок (Clione limacina).



Группа крылоногих, сохранивших раковину, — подотряд Thecosomata — включает около 15 родов. У всех видов этой группы приспособление к питанию микропланктоном выражено в образовании весьма совершенного аппарата для улавливания мельчайших планктонных организмов. На задних краях параподий находятся «мерцательные поля», т. е. участки, покрытые мерцательным эпителием, суживающиеся по направлению к туловищу и доходящие до самого рта. Движением ресничек мелкие планктонные организмы подгоняются ко рту.

У относящихся к этому подотряду видов рода *лимацин* (Limacina) тонкая, почти прозрачная раковина спирально закручена на левую сторону. Раковина может закрываться крышечкой, которая лежит на задней лопасти ноги. Из небольшого числа видов лимацин в наших северных водах присутствуют два. Limacina helicina (табл. 27) относится к числу холодноводных форм и встречается как в Арктике, так и в Антарктике, а L. retroversa может считаться в Баренцевом море гостем, приносимым Нордкапским течением из Атлантического океана.

У других крылоногих этого подотряда мы встречаем раковину иной, чем у лимацины, формы. У одних моллюсков, например у видов рода Creseis, раковина конической, у других — спиральной леотропной или другой формы.

Окраска крылоногих подотряда Thecosomata весьма своеобразна. У *каволинии* (Cavolinia tridentata) раковина коричневатого цвета, по краю крыловидных придатков ноги проходит тускло-лиловая каемка, обрамляющая коричневые поля — основную окраску этих придатков. Каволинии — очень подвижные животные. Они откладывают яйца в стекловидно-прозрачных оболочках, причем яйцевые шнуры не приклеиваются, как у других морских брюхоногих, к камням и другим предметам, а свободно плавают на волнах, пока в них не разовьются зародыши, которые затем выходят из яйцевых оболочек и продолжают свободное существование в планктоне. По наблюдениям Гегенбауера, Cavolinia tridentata откладывает в течение двух дней около 200 яиц, тогда как другой вид — C. gibbosa — 60—80 штук. На седьмой или восьмой день развития личинка с пояском ресничек на переднем и заднем концах тела покидает яйцевую оболочку и, кружась внутри яйцевого шнура, ищет из него выход. Венчик ресничек на переднем конце преобразуется в двухлопастной парус.

К группе раковинных крылоногих обычно относят и ряд форм, которые занимают как бы промежуточное положение между этой группой и теми крылоногими, которые утратили раковину. Сюда можно отнести те виды, которые лишены настоящей раковины, но у которых развилась вторичная, «ложная» внутренняя раковина—п с е в-

Локонха, состоящая из «хрящевой» ткани. Такова, например, *цимбулия* (Cymbulia peronii), у которой плотная студенистая раковина в форме деревянного башмака покрыта мантией, *глеба* (Gleba cordata) и немногие другие. Моллюски рода Gleba относятся к числу самых крупных представителей крылоногих. Несколько видов этого рода распространены в тропических водах Атлантики, встречаются и в Средиземном море. Для этих форм характерно мощное развитие срастающихся сзади параподий-плавников. У Cymbulia в месте сращения параподий отходит длинный придаток с тонким жгутообразным концом. Характерно для этих форм также образование хобота, на конце которого находится рот. Хобот отличается большой подвижностью, но не служит целям поимки добычи, поскольку животные питаются микропланктоном, который они улавливают ловчим ресничным аппаратом.

Группа так называемых голых, т. е. лишенных раковины, крылоногих относится к подотряду *гимносомат* (Gymnosomata) и включает около 15 различных родов. Некоторые представители этой группы постоянно обитают и в наших морях. Например, *морской ангелок* (Clione limacina) (табл. 27) часто встречается и в Баренцевом, и в Белом морях. Clione — прожорливый хищник, а главную пищу ее составляет такой же, как и она, холодноводный вид — Limacina helicina. В свою очередь, Clione — излюбленная пища некоторых китов. Как у хищника у Clione весьма совершенно развит ловчий аппарат в виде расположенных вокруг рта 6 ротовых придатков — цефалокоиий, снабженных железами с клейким секретом, с помощью которого удерживается пойманная добыча. В период спаривания две особи Clione принимают вертикальное положение и, соприкасаясь брюшными сторонами, взаимно оплодотворяют друг друга. Через 20—24 ч начинается откладывание яиц. Кладка состоит из сравнительно крупных клубков или шнуров студенистой консистенции, содержащих большое число яиц. Вылупившаяся личинка имеет три пояска ресничек; передний из них морфологически соответствует парусу. Распространение Clione, так же как и служащей ей в качестве добычи Limacina, не ограничивается холодными водами северного полушария. Clione встречается также и в водах Антарктики.

ОТРЯД МЕШКОЯЗЫЧНЫЕ (SACCOGLOSSA)

Заканчивая обзор заднежаберных, укажем еще на один относительно бедный формами отряд мешкоязычных улиток, включающий всего около 15 родов с небольшим числом видов. Одни виды имеют тонкую бесцветную наружную раковину с маленьким завитком и широким устьем, другие вовсе ее лишены. Все мешкоязычные характеризуются значительным упрощением радулы, передний конец которой находится в слепом мешковидном углублении, чем и обусловлено название отряда. Большинство относящихся к этому отряду видов обитает в теплых морях, где они входят в состав донной фауны, но некоторые проникают в более северные широты и, в частности, встречаются на побережье Европы в пределах СССР. Например, маленькая улитка *лимапонция* (Limapontia) весьма обыкновенна на Мурманском побережье Кольского полуострова и в Белом море.

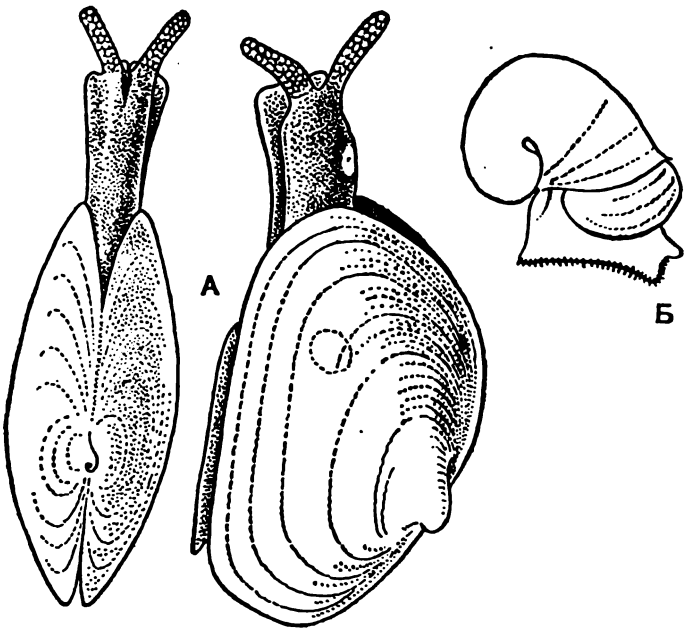


Рис. 47. Брюхоногий моллюск бертелиния (Bertelinia) с двустворчатой раковиной:
А — взрослая форма; *Б* — личинка.

Среди моллюсков этого отряда особо следует отметить виды рода *бертелиний* (Bertelinia). По внешнему облику бертелиний можно принять за представителей класса двустворчатых, а не брюхоногих, так как они имеют раковину, состоящую из двух створок. Так же как и у двустворчатых, створки раковины у бертелиний соединены лигаментом — тонкой эластичной связкой, представляющей собой видоизменение наружного органического слоя раковины. В противоположность двустворчатым, створки раковины бертелиний не несут зубов, однако, как и у двустворчатых, с внутренней стороны они стягиваются одной парой мышц-замыкателей.

Несмотря на внешнее и отчасти внутреннее сходство бертелиний с двустворчатыми моллюсками, в основных чертах строения тела бертелинии, конечно, настоящие брюхоногие. У них хорошо развита голова со щупальцами, типично для брюхоногих устроена нога и, что, пожалуй, самое главное, дыхание совершается с помощью одной жабры, по строению иной, нежели у двустворча-

тых. Радула и другие органы пищеварения — как у других мешкоязычных.

Развитие Bertelinia начинается с формирования типичной для брюхоногих личинки с колпачковидной раковиной. Однако далее происходит как бы расщепление краев раковины и начинается независимый рост каждой из ее сторон с соответствующими изменениями и в форме мантии. Так формируется эта оригинальнейшая для брюхоногих двустворчатая раковина, одна из створок которой несет спирально закрученную вершинку — трохоидную личиночную раковинку — след начала развития, типичного для брюхоногих.

Bertelinia стали известны науке сравнительно недавно. Впервые они были обнаружены у берегов Японии, среди водорослей, которыми, видимо, и питаются. Затем стало известно, что они широко распространены по всей тропической зоне.

ПОДКЛАСС ЛЕГОЧНЫЕ (PULMONATA)

Легочные улитки представляют собой группу, наиболее далеко уклонившуюся в процессе эволюции от общего ствола брюхоногих.

Все легочные улитки приспособились к жизни или на суше, или в пресных водах, а если некоторые их представители и встречаются иногда в морях, то лишь в сильно опресненных участках.

Раковины легочных моллюсков чаще всего спирально закручены и весьма разнообразны по форме — от башневидной или вальковатой до дисковидной. У относительно небольшого числа видов раковина приобрела вид колпачка, прикрывающего сверху все тело, как у улиток, живущих в реках с быстрым течением. У других видов этот колпачок прикрывает лишь небольшую часть тела и представляет собой рудимент раковины, как мы это видим у многих наземных улиток. Наконец, у наземных улиток мы встречаемся со случаями полного обрастания раковины мантией, иногда сопровождающегося и полным исчезновением раковины. У видов с хорошо развитой раковиной она обнаруживает ясную спиральную закрученность и обычно бывает закручена вправо; однако есть группы легочных улиток, у которых раковины закручены влево, а экземпляры с правозакрученной раковиной составляют исключение. Устье раковины обычно остается открытым, так как крышечка сохранилась только у представителей семейства Amphibolidae. У небольшой древней группы наземных легочных улиток семейства Clausiliidae устье закрывается особым клапаном раковины — к л а у з и л и е м, который опирается на сложную систему пластинок. Клаузилий внешне напоминает крышечку переднежаберных, однако он совсем иного происхождения. Другим способом защиты от неблагоприятных условий среды, например от засухи или холода, служит затягивание отверстия раковины затвердевающей на воздухе пленочкой слизи, содержащей карбонат кальция, — так называемой эпифрагмой. Между пленочкой и глубоко втянутым внутрь раковины телом улитки остается обычно прослойка воздуха. О степени надежности создаваемой таким образом защиты можно судить по данным опытов, во время которых садовые улитки подвергались действию низкой температуры. Под защитой эпифрагмы улитки в течение нескольких дней переносили температуру 110 и 120 °С ниже нуля, за исключением тех экземпляров, у которых эпифрагма была с трещинкой. Кроме того, известны примеры перенесения наземными улитками довольно сильной жары и засухи благодаря тому же приспособлению. Обильному и быстрому выделению слизи, необходимой для образования эпифрагмы, способствуют так называемые «зубы» в устье, особенно характерные для видов, обитающих в засушливых условиях. У одних видов зубы представляют собой весьма многочисленные и сильные выпуклости на внутренних стенках устья, у других они выглядят как тонкие и острые пластинки, уходящие по внутренней стенке оборота далеко в глубь раковины. Все эти образования при втягивании тела улитки внутрь раковины давят на мягкие ткани и выжимают слизистый секрет, образующий эпифрагму.

К закупориванию устья раковины при наступлении неблагоприятных условий прибегают и водные легочные улитки, которые тоже закрывают отверстие раковины слоем слизи с воздушной прослойкой между ним и телом; в таком состоянии они иногда даже вмерзают в лед и переживают зиму без вреда для себя. Гораздо хуже защищены в этом отношении безраковинные наземные улитки — так называемые слизни. Сильная засуха, яркое солнечное освещение в летний зной, как и резкие холода, заставляют слизней искать убежища под различными прикрытиями, например под слоем опавшей листвы, в щелях под корой на гниющих пнях, или прятаться между комьями почвы, забираясь иногда довольно глубоко под землю; там сохраняется влага и колебания температуры менее резки.

Для всех легочных улиток характерно передвижение плавным скольжением на подошве ноги, в передней части которой имеется сильно развитая железа, выделяющая слизь. Последняя смачивает подошву и предохраняет ее кожный покров от повреждений, уменьшая трение о твердую поверхность субстрата. Перемещение улитки вперед происходит благодаря пробегающим по подошве сзади наперед волнообразным сокращениям, обусловленным взаимодействием продольной и поперечной мускулатуры. Двигаясь вперед, моллюск

обычно вытягивает щупальца, пользуясь ими как органами осязания. У пресноводных форм голова несет пару таких щупалец, у основания которых расположена пара глаз. У наземных улиток часто имеются две пары щупалец, а у некоторых форм — еще и третья пара — щупальцевидные придатки, расположенные по краям рта. Глаза у наземных улиток расположены иначе, чем у пресноводных,— на концах щупалец. Из других органов чувств обычно бывают развиты органы равновесия — статоцисты. У водных форм имеется также слаборазвитый осфрадий.

Одной из характерных черт легочных моллюсков, обусловившей название подкласса, следует считать строение органов дыхания и превращение мантийной полости в легкое. Это происходит путем срастания свободного края свисающей мантии с покровами передней части тела так, что остается лишь небольшое дыхательное отверстие — пневмостом, через которое мантийная (легочная) полость сообщается с внешней средой; стенки пневмостома могут смыкаться. Срастание мантии с покровами происходит на ранних этапах эмбриогенеза, что указывает на древность происхождения легочных моллюсков. На своде мантийной полости, с внутренней стороны, развито густое сплетение сосудов, в которые путем диффузии поступает кислород. Жабра у легочных улиток встречается лишь в виде исключения. Таким образом, наземные и пресноводные легочные моллюски дышат атмосферным воздухом, в связи с чем пресноводные формы должны время от времени подниматься к поверхности воды и набирать запас воздуха в мантийную полость. Сердце легочных улиток состоит из одного желудочка и одного предсердия. Нервные ганглии более или менее явственно сконцентрированы и образуют окологлоточное кольцо.

Среди легочных улиток мы встречаем и растительноядные, и всеядные, и хищные виды. Хищные легочные моллюски питаются другими улитками, иногда — червями. У легочных улиток хорошо развита радула, а у растительноядных также и непарная подковообразная челюсть. Зубцы на пластинках радулы особенно длинны и заострены и напоминают по форме клыки позвоночных. Глотка хорошо развита. В нее открываются протоки слюнных желез. В мускулистый желудок впадает пищеварительная железа — печень. Кишка образует петлю, и анус помещается обычно около дыхательного отверстия на правой стороне тела. Рядом с анальным отверстием находится обычно и наружное отверстие единственной почки, которая соединена с околосердечной сумкой (перикардием). Особенной сложности у легочных улиток достигает половой аппарат. Половая железа гермафродитна. Отходящий от нее общий проток разделяется затем на мужскую и женскую части, причем та и другая имеют ряд придаточных образований. К женской части принадлежат белковая и скорлуповая железы, семяприемник, а иногда и ряд других железистых придатков. У наиболее высокоорганизованных представителей подкласса развит сложный мужской копулятивный орган. Для некоторых видов характерно образование сперматофоров, т. е. особых вместилищ для семени. При спаривании оба партнера взаимно оплодотворяют друг друга, причем самому спариванию обычно предшествует «любовная игра». У некоторых форм во время спаривания в тело партнера проникают особые известковые иглы — «любовные стрелы», служащие для полового возбуждения. Они формируются в специальных отделах половой системы — сумках «любовных стрел». Яйца легочные улитки откладывают или в общем студенистом коконе той или иной формы (пресноводные виды), или разъединенно, хотя и в общую кладку (наземные виды). Каждая яйцеклетка бывает окружена значительным запасом питательного материала, причем у некоторых форм отношение массы яйца к массе окружающего его белка составляет 1 : 8000 (у Limax variegatus). Развитие проходит без стадии свободноплавающей личинки; из яйца выходит почти сформировавшаяся улитка.

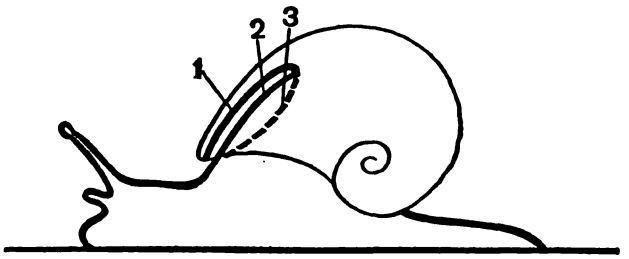


Рис. 48. Схема вдыхания и выдыхания воздуха из легочной полости у виноградной улитки (Helix pomatia):
1 — верхняя спинная стенка легочной полости; *2* — положение нижней брюшной стенки легочной полости при выдохе; *3* — положение нижней брюшной стенки легочной полости при вдохе.

Легочные улитки делятся на два отряда.

ОТРЯД СТЕБЕЛЬЧАТОГЛАЗЫЕ (STYLOMMATOPHORA)

Почти все принадлежащие к этому отряду улитки ведут наземный образ жизни и составляют наиболее высокоорганизованную группу среди брюхоногих. У всех видов стебельчатоглазых (табл. 12) на голове расположены две пары щупалец: на конце верхней пары более длинных щупалец находятся глаза; щупальца нижней пары — губные — более короткие. У очень немногих, совсем мелких видов нижняя пара щупалец либо плохо заметна, либо отсутствует вовсе. Глазные (верхние) щупальца несут также функцию органа обоняния, нижние — осязания.

По расположению и деталям строения органов внутренностного мешка стебельчатоглазые довольно разнообразны. Это послужило поводом для того, чтобы сгруппировать семейства стебельчатоглазых в подотряды. Некоторые исследователи — И. М. Лихарев, А. А. Шилейко — считают, что ряд групп семейств составляют даже самостоятельные отряды, например отряд Geophila, отряд Succineida. Таксономическая структура стебельчатоглазых окончательно еще не установлена.

У бо́льшинства видов Stylommatophora раковина развита очень хорошо. Так же как и у других наземных брюхоногих, о которых мы говорили, рассматривая подкласс переднежаберных, у стебельчатоглазых раковина — средство защиты тела не только от механических повреждений и от врагов, но и от испарения. Легочное дыхание стебельчатоглазых позволило им проникнуть в разнообразные биотопы суши, что нашло свое отражение в разной структуре раковин. Так, у видов, постоянно обитающих в сильно увлажненных биотопах — в опавшей листве, среди корневищ или на стеблях растений, под корой, раковина слабо кальцинирована, тонкая, прозрачная. У видов, обитающих на скалах, среди степной растительности, на ветвях кустарников и стволах деревьев, раковина богата карбонатом кальция, толстостенная, нередко с высокими ребрами. Эти ребра особенно хорошо защищают раковины улиток от механических повреждений.

И толстостенные, и тонкостенные раковины обладают микроскопической скульптурой в виде точек на верхушечных оборотах или в виде тонких спиральных линий на всех оборотах, иногда пересекаемых другими тонкими линиями. У некоторых видов, например у маленькой улиточки Acanthinula aculeata, обитающей в лесах Европы среди гниющих растительных остатков, периостракум образует тонкие лепестковидные выросты. У видов, обитающих в наиболее засушливых местах — в южных степных районах, раковина ярко-белая, хорошо отражает тепловые лучи. Окраска раковин стебельчатоглазых весьма разнообразна. Она складывается из окраски фона раковины и окраски продольных или поперечных полос, то узких, то широких, то единичных, то множественных. И фон, и полосы могут быть белыми, красными, коричневыми, фиолетовыми, зелеными, желтыми. Как полагают, цвет раковин зависит от структуры тех белков, которые входят в состав матриц, на которых формируются органо-минеральные компоненты раковин. Однако тут еще очень много неясного, во многих случаях непонятно значение той или иной окраски раковины. Можно лишь сказать, что пестрая окраска раковин в известной степени соответствует цвету окружающих растений или камней, спасая улиток от их врагов — некоторых птиц и млекопитающих. Однако во многих случаях и это положение доказать нелегко. Как уже было сказано, цвет раковины обеспечивает ту или иную степень отражения тепловых лучей. Уменьшению испарения воды, находящейся в теле улиток и накапливающейся между телом и раковиной, способствует эпифрагма, о формировании которой было сказано ранее. Следует лишь добавить, что у стебельчатоглазых ее формированию способствуют зубовидные бугорки и гребневидные пластинки на стенках устья раковин ряда видов. Как показал П. В. Матекин, эти образования помогают быстрому выжиманию слизи из тканей в тот момент, когда улитка втягивает тело через устье в раковину. Эта слизь закупоривает устье и способствует приклеиванию животных к камням и растениям.

Интересно отметить, что у улиток, обитающих в более засушливых биотопах, бугорки на стенках устья развиты сильнее. Функция гребневидных складок устья раковин у некоторых видов этим не ограничена. И. М. Лихарев и А. А. Шилейко показали, что эти складки уходят глубоко в раковину и помогают управлять ее положением при передвижении улиток. Это очень хорошо демонстрируют виды с удлиненно-веретеновидной раковиной, например семейства Clausiliidae. Кроме этого, и бугорки и пластинки могут препятствовать проникновению в раковину хищных жуков и их личинок. Спасению от хищников помогает и способность ряда видов закрывать устье раковины. У одних видов (семейство Clausiliidae) имеется специальная крышечка, которая на длинном стерженьке — клаузилии может выдвигаться из устья или вдвигаться в него. Наконец, у улитки Thyrophorella, живущей на островах Сан-Томе, известен своеобразный способ замыкания устья: часть его верхнего края выступает в виде лопасти, которая подвижно сочленена с раковиной и закрывает ее входное отверстие, когда улитка прячется внутрь.

Несомненно, что явным приспособлением к сохранению нужного объема влаги в теле многих видов служит увеличение их размеров. Наиболее засухоустойчивые крымские Zebrina или некоторые среднеазиатские Taminia, живущие на камнях и в кустарнике на солнцепеке, весьма крупные. В этом случае большой объем мягких частей тела и раковины обеспечивает накопление большого количества воды, а неизбежное испарение части ее у крупных форм относительно меньше, чем у мелких.

Из сказанного следует, что раковина стебельчатоглазых моллюсков весьма разнолика. Уже было отмечено, что она подвержена широкой внутривидовой изменчивости. Это позволяет многим видам обитать в различных биотопах, в каждом из которых большинство особей обладает раковиной с определенным значением признаков — той или иной окраской, скульптурой, величиной. Но кро-

ме раковинных стебельчатоглазых процветают многие виды, частично или совсем утратившие раковину. Улиток, которые совсем утратили наружную раковину или имеют ее лишь в скрытом виде, называют *слизнями*. Тех улиток, раковина которых заметна, но так мала, что не может вместить все тело животного, иногда называют *полуслизнями*. Важно отметить, что и слизни, и полуслизни — это целый ряд семейств, часто весьма далеких друг от друга. Следовательно, потеря раковины происходила в разных группах стебельчатоглазых независимо и в силу разных обстоятельств. Конечно, в процессе редукции раковины, приведшем далекие друг от друга организмы к общему облику, далеко не все понятно. Но основные направления этого процесса были связаны с переходом к питанию почвенными организмами, в основном малощетинковыми червями, или с переходом к питанию сочной растительностью и грибами. При существенных различиях в питании слизни и полуслизни приурочены к обитанию в условиях повышенной влажности. Так, хищные слизни и полуслизни (сем. Daudebardiidae, Testacellidae, Trigonochlamydidae и др.) связаны с хорошо увлажненной почвой или надпочвенной подстилкой, где только и могут обитать их жертвы. Растительноядные слизни и полуслизни (сем. Agriolimacidae, Limacidae) обитают в тенистых лиственных лесах, на влажных лугах и во всех созданных человеком хорошо увлажняемых угодьях. Особенности объектов питания слизней и полуслизней в сочетании с их прожорливостью и, следовательно, большой подвижностью определили главное: сколько-нибудь массивная раковина не может соответствовать чертам биологии этих моллюсков.

Однако различия между стебельчатоглазыми моллюсками не ограничиваются различиями в их раковинах. Группы стебельчатоглазых отличаются друг от друга организацией почки, расположением мантии и легкого, устройством кишечника, структурой половой системы, степенью сближенности нервных узлов — ганглиев, структурой подошвы, формой зубов радулы. Но из общих для всех них черт организации, хорошо отражающих приспособленность к наземному образу жизни, следует отметить строение кожных покровов. Кожа улиток крупнобугристая благодаря многочисленным и глубоким морщинам. Эти разделенные морщинами бугорки кожи могут пульсировать, обеспечивая кожное дыхание, дополняющее легочное дыхание. В легочную полость воздух поступает через пневмостом, открывающийся через разные промежутки времени (после того как в легком накопится избыточное количество углекислого газа). У виноградной улитки в условиях, не вызывающих беспокойное поведение животного, пневмостом открывается и закрывается приблизительно 1 раз в 1 мин. Частота открывания пневмостома зависит от температуры воздуха и количества накапливающегося в нем углекислого газа.

Кожа улиток в передней части тела функционирует и как орган обоняния. Обоняние очень сильно развито у растительноядных слизней. Наблюдения показывают, что они чувствуют запах пищи на расстоянии 2 м.

У стебельчатоглазых моллюсков сильно развиты слизистые железы. Одни из них расположены в ноге и открываются в ее передней части отверстием. По слизи, выделяемой педальными железами, моллюски скользят. От этой слизи на почве и листьях остаются дорожки, по которым и можно установить присутствие улиток. Другие слизистые железы рассеяны по краю мантии и в коже тела. Они участвуют в образовании эпифрагмы и способствуют налипанию частиц почвы на тело улиток и слизней при уходе их в почву.

Существенными чертами приспособленности стебельчатоглазых к наземному существованию следует считать особенности организации их половой системы и характера размножения. Всем стебельчатоглазым присуще лишь внутреннее оплодотворение. При этом гермафродитная половая система — обычное явление, причем раньше созревают мужские половые клетки, которые в результате полового акта передаются партнерам и хранятся в семяприемниках до созревания женских половых клеток. Наблюдения показали, что у гермафродитных особей может происходить и самооплодотворение.

Для ряда видов стебельчатоглазых отмечены интересные особенности процесса спаривания особей. У видов рода Helix, Limax и др. наблюдаются так называемые брачные игры, длящиеся от нескольких минут до нескольких часов. Когда встречаются особи со зрелыми мужскими половыми клетками, они начинают как бы обследовать друг друга, обвиваясь телами и прикладываясь подошвами. Активность партнеров то разгорается, то замирает, а перед непосредственным актом совокупления партнеры обмениваются уколами «любовных стрел». Значение уколов «любовными стрелами», помимо усиления возбуждения партнеров, о чем уже упоминалось, состоит, возможно, и в том, чтобы служить сигналом об их готовности к взаимной передаче половых продуктов. Интересно отметить, что слизни Limax maximus совершают брачные игры в подвешенном состоянии. Они висят над землей на длинной нити слизи, прикрепленной к веткам или камням. У многих видов сперма передается в виде пакетов — сперматофоров.

Оплодотворенные яйцеклетки у многих стебельчатоглазых уже в период их нахождения в выводных путях половой системы облекаются в известковую скорлупу, которая формируется особыми клетками. Те виды, которые откладывают яйца в почву, часто окружают их студенистым белково-

углеводистым веществом, скрепляя в коконы и грозди. Нередко на наружной оболочке яиц и коконов налипают минеральные частицы, что еще более предохраняет их от высыхания. Интересно отметить, что у некоторых видов только что вышедшая из яиц молодь некоторое время держится среди крупных комков влажной почвы у места выплода и питается остатками своих же яиц и коконов. Живорождение у стебельчатоглазых — относительно редкое явление, хотя и наблюдается в самых разных группах. Плодовитость стебельчатоглазых весьма различна. Одни виды за весь теплый период года откладывают не более 10—20 яичек, в то время как другие за сезон могут отложить сотни и даже десятки тысяч яиц.

Продолжительность жизни стебельчатоглазых разная: одни виды (большинство слизней и полуслизней) заканчивают жизненный цикл в течение одного года, другие живут несколько лет. Согласно ряду наблюдений, раковинные виды живут до 5—6 лет, и естественно, что крупные улитки живут дольше мелких.

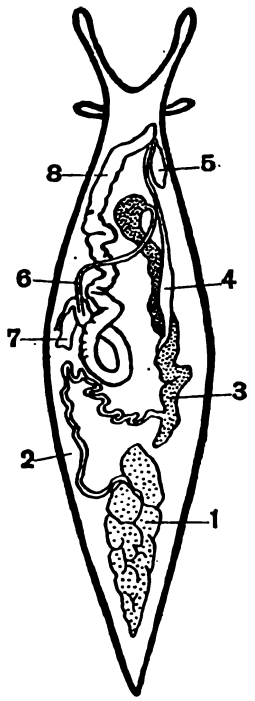


Рис. 49. Гермафродитный половой аппарат слизня Limax maximus:

1 — гермафродитная железа; *2* — ее проток; *3* — белковая железа; *4* — яйцевод; *5* — семяприемник; *6* — семяпровод; *7* — мускул, втягивающий мужской половой орган (*8*).

Значение стебельчатоглазых в экономике природы многообразно. Можно с уверенностью сказать, что основная масса растительноядных видов стебельчатоглазых, даже при весьма значительной численности некоторых из них, зачастую буквально покрывающих стебли, камни, почву, не приносит заметного ущерба вегетирующим растениям, потому что питается в основном растительным опадом. Некоторые раковинные и безраковинные виды стебельчатоглазых питаются лишайниками, некоторые — грибами.

Тем не менее немалое количество растительноядных видов Stylommatophora — отъявленные вредители. К ним прежде всего относятся слизни и полуслизни. Несомненно, что в расширении вредоносного влияния таких слизней, как Deroceras agreste и Parmacella ibera, большая роль принадлежит агрикультурной деятельности человека. Исконные обиталища *полевого слизня* (Deroceras agreste) — влажные луга, опушки сыроватых лесов, а Parmacella ibera, ареал которого ограничен южными районами нашей страны, — тенистые леса, травянистые берега водоемов, низинные кустарнички. Но, видимо, столь же исконно присущая этим моллюскам прожорливость получила полное удовлетворение на полях, огородах, в садах, возделываемых человеком. Так, Deroceras agreste в некоторые годы приносит большой вред озимым посевам и посадкам капусты. Тут и обилие пищи, и рыхлая комковатая затененная почва создают хорошие условия для процветания вида.

Однажды ранним утром нам пришлось наблюдать массовое переползание слизней с одного поля на другое. Видимо, это было вызвано применением минеральных удобрений. Переползавшие через грунтовую дорогу слизни образовали полосу длиной около 10 и шириной около 2 м. С квадратного дециметра можно было собрать более 150 особей. В этом шествии слизней обращало внимание их целеустремленное движение в одном направлении, определявшемся запахом необработанной земли либо запахом посевов. Deroceras agreste распространен по всей территории нашей страны и в северо-западных районах Европы.

Аналогичным образом вредит и другой вид рода Deroceras — *сетчатый слизень* (D. reticulatum), исконные места обитания которого более разнообразны, нежели у D. agreste. Цвет тела у D. agreste однотонно-белый или желтоватый, а у D. reticulatum по бурому фону рассеяны многочисленные мелкие белые и черные пятна. Parmacella ibera особенно сильно вредит таким культурам, как помидоры, капуста, бахчевые. В жаркое время года этот слизень уходит в почву и впадает в диапаузу — состояние, когда резко снижается жизнедеятельность. Плодовитость этих слизней велика. На полях с капустой в Ленкорани в один из летних сезонов влажная почва на глубину до 5 см была буквально забита яйцами этого слизня.

Среди раковинных стебельчатоглазых есть и полезные, и вредящие виды. Некоторые виды могут приносить вред, но могут быть и полезными. К таковым принадлежит *виноградная улитка* (Helix pomatia) — крупный моллюск с бурой полосатой раковиной, высота и ширина которой составляет 45—47 мм. В странах Западной Европы виноградную улитку издавна употребляли в пищу в вареном виде. Причина тому — «благородное» питание улитки сочными листьями (в том числе и листьями винограда, которому вредит) и крупные размеры ноги — до 5 см в длину и 2 см в ширину. Этот один из самых крупных наземных моллюсков Европы из лиственных лесов и кустарников Средней и Юго-Восточной Европы проник на ее северо-восток — в парки больших городов, завезен также и в Америку. В настоящее время ряд стран Западной Европы покупает виноградных улиток в других странах, где они не пользуются спросом. С наступлением холодов виноградные улитки зарываются в почву, часто весьма активно нагребая ногой землю и листву.

Довольно близки к улиткам рода Helix улитки рода Xeropicta, обитающие в степных биотопах Южной Европы и Средней Азии. Эти небольшие улиточки с белым фоном раковины и многочисленными темными лентами в сухое лето гроздьями облепляют стебли трав и кустарников. Они сильно вредят посевам — люцерне, лекарственным травам.

Еще один вид, подобно виноградной улитке, совмещает в себе вредные и полезные свойства. Это гигантская африканская улитка *ахатина* (Achatina fulica). Высота ее конусовидной раковины достигает 10 см. В лесах Африки, а также в лесах Юго-Восточной Азии, куда теперь завезли этих африканских улиток, они обитают на стволах деревьев. Безобидна и полезна лишь молодь, выполняющая роль ассенизаторов, так как поедает гниющие части растений и экскременты животных. Взрослые особи сильно вредят многим культурным растениям, в первую очередь бананам, цитрусовым.

В настоящее время Achatina fulica завезена во многие страны. Ее разводят в террариумах и в садах. В некоторых странах этих улиток едят. В 1977 г. во Францию было ввезено моллюсков на сумму около 3 млн. долларов. Успешному разведению ахатины способствует ее высокая плодовитость и быстрый рост. Achatina живут до 5 лет, размножаться начинают в возрасте полугода. Р а у т подсчитал, что одна ахатина может отложить до 5 млрд. яиц. Т и л л а р сообщает, что на островах Новой Каледонии общая биомасса A. fulica в 1981 г. в некоторых местах достигала 778 кг/га, а М и а й д указывает, что на Гавайских островах ее биомасса достигала 33 т/га.

Следует отметить, что многие виды стебельчатоглазых отмечены как промежуточные хозяева сосальщиков, круглых и ленточных червей. Сюда относятся и весьма мелкие виды семейства Pupillidae, обитающие в корневищах трав на пастбищах, и уже упоминавшиеся виды рода Xeropicta. И в тех и в других развиваются личинки сосальщиков и круглых червей, паразитирующих во взрослом состоянии в кишечнике и других внутренних органах овец и крупного рогатого скота. Промежуточными хозяевами многих сосальщиков птиц являются улитки-янтарки Succinea. Личинки гельминтов развиваются в щупальцах, окрашивая их в яркие цвета, что и привлекает к моллюскам птиц. Слизни отмечены также как промежуточные хозяева трематод и цестод диких и домашних млекопитающих, птиц, а также земноводных и пресмыкающихся.

Как видим, роль стебельчатоглазых моллюсков в экологических системах многогранна и велика. Следует отметить, что как раз среди стебельчатоглазых внутривидовая изменчивость раковины выражена исключительно сильно. Это показано в классических работах Г у л и к а на островных

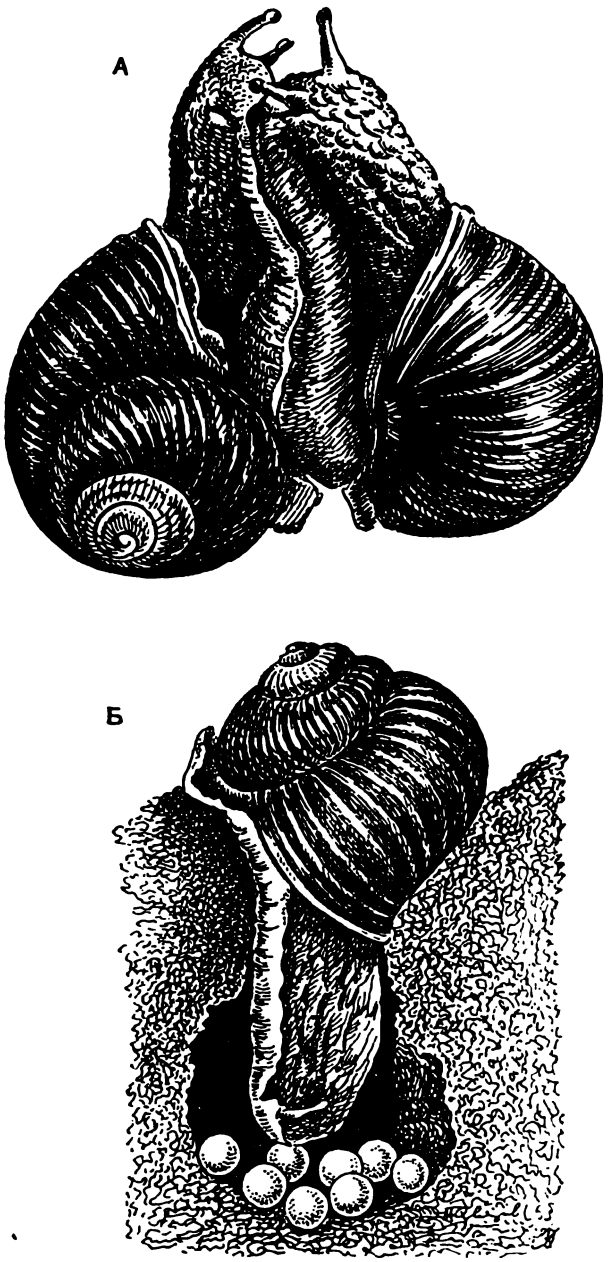
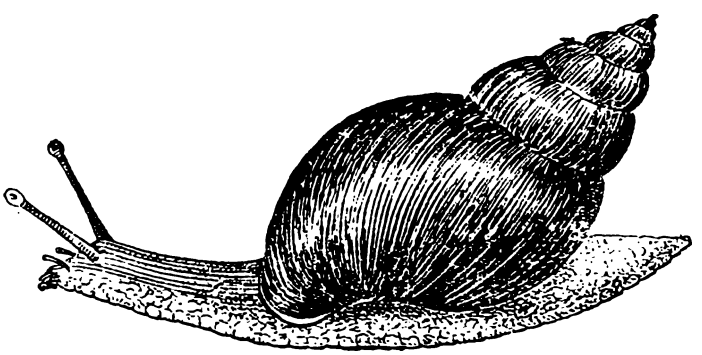


Рис. 50. Виноградная улитка (Helix pomatia): *А* — спаривание; *Б* — откладка яиц.

Рис. 51. Achatina mauritana.



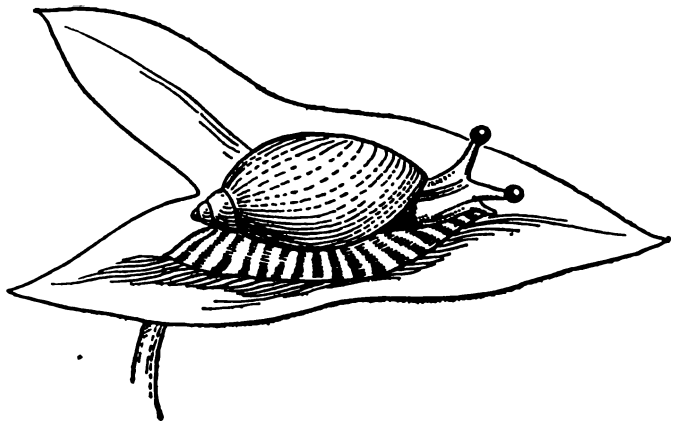


Рис. 52. Янтарка Succinea putris.

улитках рода Partula. Затем К а и н это продемонстрировал на ряде видов Cepaea, а П. В. М а т е к и н и А. А. Ш и л е й к о — на среднеазиатских улитках семейств Bradybaenidae и Enidae. Такая широта изменчивости раковины, до познания ее истинной сути, приводила в ряде случаев к описанию многих новых родов и видов, в действительности принадлежащих к одному виду. Эта изменчивость связана с разнообразием ландшафтно-климатических условий суши, а также с малой подвижностью улиток и с удивительной наследственно сохраняемой пластичностью процесса формирования раковины. В этом разнообразии естественный отбор находит богатый материал для оценки приспособленности всех возникающих форм внутривидовой изменчивости. В силу этого наземные стебельчатоглазые издавна являются излюбленным объектом для исследования эволюционного процесса.

Рассмотрим наиболее интересных представителей стебельчатоглазых моллюсков.

К отряду Stylommatophora иногда относят виды группы Onchidiida (по мнению ряда исследователей, они составляют самостоятельный отряд). Эти амфибионтные моллюски обитают на литорали тропических морей. Они полностью лишены раковины, а в дополнение к основному органу дыхания — легочной полости у них на спине развит кустик вторичных жабр. У этих моллюсков значительно уплощенное тело с сильными краевыми полями, по форме оно напоминает хитонов. Голова несет две пары щупалец. Примечательно, что в процессе эмбрионального развития у видов группы Onchidiida имеется стадия велигера — личинки с раковиной и лопастями паруса. Однако эта стадия протекает под защитой яйцевых оболочек, и из яйца выходит маленький моллюск с описанными чертами взрослого животного. Представляют ли собой Onchidiida группу легочных моллюсков, которая связывает наземных стебельчатоглазых с далекими морскими предками, или это совершенно самостоятельная ветвь, не получившая широкого развития, — пока не ясно.

Еще одна группа, примыкающая к Stylommatophora, — Soleolifera. Эти имеющие легкое моллюски обитают во влажных тропических лесах, они тоже лишены раковины. Обе пары щупалец не могут втягиваться внутрь тела, как это присуще всем другим стебельчатоглазым. Подошва ноги имеет ряд глубоких поперечных борозд.

Интересно семейство *аторакофорид* (Athoracophoridae). Эти слизневидные легочные моллюски, обитающие в Новой Зеландии, имеют наиболее сложно устроенное легкое. Оно состоит из системы трубочек, открывающихся в общую полость и напоминающих трахеи членистоногих. В силу этого аторакофорид относят к группе Tracheopulmonata. Все три только что рассмотренные группы — Onchidiida, Soleolifera, Tracheopulmonata — скорее всего представляют собой три самостоятельных отряда, равноценных отряду Stylommatophora.

Широко распространены во всех странах света *янтарки* (подотряд Succinea), о которых уже упоминалось. И в этой группе можно видеть процесс утраты раковины: у видов рода Omalonyx щитковидная раковина скрыта в коже мантии. Большинство видов янтарок обитают в непосредственной близости от воды, например одна из обычнейших улиток травянистых берегов стариц, зарослей крапивы — Succinea putris. Но есть и засухоустойчивые виды, например S. oblonga, живущие среди опавшей листвы дубрав. Ряд видов обитает высоко в горах, например S. altaica. Этих моллюсков можно найти на влажных валунах, под ледниками, где они питаются микроводорослями.

К широко распространенным в Палеарктике раковинным улиткам относятся виды семейства *пупиллид* (Pupillidae). Это очень маленькие башневидные улиточки, встречающиеся на дерновинах. Pupilla muscorum — живородящий вид. Вместе с P. muscorum обитают маленькие дисковидные беловатые Vallonia, маленькие пузыревидные Vertigo. По краям болот и в очень сырых лесах часто встречаются прозрачные стройные Cochlicopa, плоские просвечивающие Zonitoides, дисковидно-ребристые Discus и разные виды веретеновидно-удлиненных моллюсков семейства Clausiliidae, с раковиной, большей частью завитой влево. В сыром валежнике лиственных лесов часто можно найти едва ли не самого мелкого из брюхоногих моллюсков — *маленькую точку* (Punctum pygmaeum) из семейства *пунктид* (Punctidae). Ширина раковины этого моллюска не превышает 1,5—2 мм.

Очень широко распространены виды многочисленных родов, объединяемых в семейство, которое называют то Enidae, то Buliminidae. У всех видов этого семейства раковина довольно крупная (ее высота 5—20 мм), конусовидная или цилинд-

рическая, у большинства видов толстостенная. Их можно встретить в лиственных лесах равнин, но наибольшее разнообразие видов наблюдается в южных предгорных и горных районах Европы и Азии, где некоторые виды достигают очень большой численности. В степных предгорьях Крыма виды рода Zebrina, имеющие ярко-белую цилиндрическую раковину, облепляют стебли полыни и вереска. В горах Копетдага крупные белые Jaminia potaniniana покрывают камни в долинах рек, другими видами семейства Enidae полны каменистые склоны Тянь-Шаня и Кавказа. Для многих видов, например для J. tridens, характерно сильное развитие зубовидных складок в устье раковины. Некоторые виды, например Turanena martensiana, живут на скалах, питаясь лишайниками и микроводорослями.

Наскальные виды, виды, приуроченные к осыпям и камням, так же как и виды, сидящие на стеблях трав, неподвижны в жаркие летние дни, но при дожде или ночью становятся активными.

В странах, окружающих Средиземное море, распространены хищные улитки семейства Testacellidae. Главную пищу этих улиток составляют дождевые черви, за которыми они охотятся на поверхности почвы. Нападают улитки и на молодь наземных моллюсков, которая после вылупления из яиц еще довольно долго остается в рыхлой почве и среди подстилки.

Хищные раковинные стебельчатоглазые населяют почти все страны света. К ним принадлежат виды из разных, нередко весьма далеких друг от друга систематических групп. Например, хищные южноевропейские Daudebardia, которые, так же как и представители семейства Testacellidae, питаются дождевыми червями и молодью стебельчатоглазых, принадлежат к другой группе, включающей уже упомянутых Zonitidae, для которых характерна стекловидно-прозрачная раковина. Однако сами Daudebardia — полуслизни: их раковина рудиментарна и не вмещает все тело моллюска. Таким образом, растительноядные Zonitidae и близкие к ним хищные Daudebardia — пример того, как в пределах одной, правда, обширной группы стебельчатоглазых резко меняются и внешний облик, и существенные черты биологии видов.

В начале обзора стебельчатоглазых были упомянуты весьма значимые в хозяйственном отношении слизни. Однако 6 основных семейств полуслизней и слизней — Agriolimacidae, Limacidae, Trigonochlamydidae, Parmacellidae, Philomycidae и Arionidae — включают в свой состав множество других, безобидных видов, характерных для определенных районов и биоценозов. Так, единственный в нашей стране вид рода Meghimatium — M. bilineatum — принадлежит к семейству Philomycidae. Он обитает в. лесах Дальнего Востока, поселяясь в гнилых пнях и на грибах. Бо́льшая

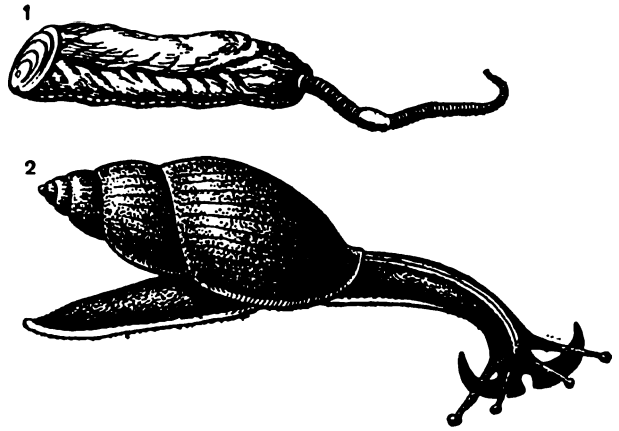


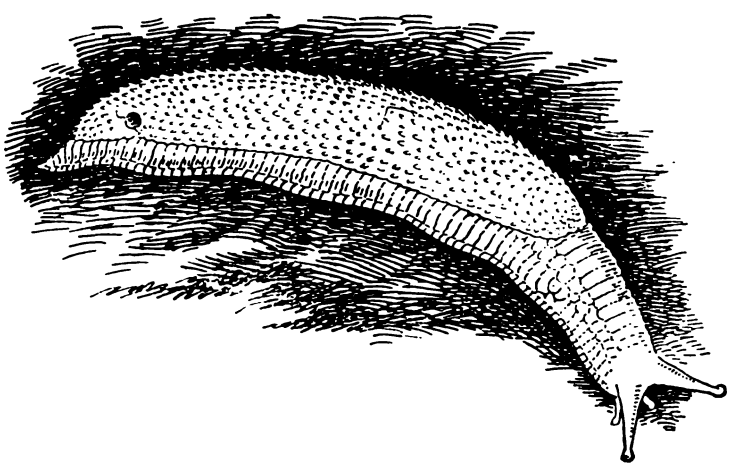
Рис. 53. Хищные улитки:
1 — Testacella maugei, поедающая дождевого червя; *2* — Euglandina rosea.

часть видов этого семейства распространена во влажных тропических лесах Юго-Восточной Азии.

Многочисленные виды другого семейства — Arionidae — широко распространены в лесах Палеарктики, Северной и Центральной Америки. Некоторые виды этого семейства — Arion rufus, A. ater — весьма неразборчивы в пище, они пожирают все — от клубней растений до трупов и фекалий животных. Есть данные о нападении этих слизней на птенцов и молодь грызунов. Другие виды семейства — типичные «грибники» широколиственных лесов, обитают вместе с видами семейств Limacidae, Agriolimacidae.

Все виды семейства Trigonochlamydidae являются хищниками. Они распространены на Кавказе, в Малой Азии и в Северном Иране. Особого внимания среди них заслуживает найденный нами в 1965 г. слизень Troglolestes sokolovi. Название этого рода переводится как «пещерный разбойник». Такое название как нельзя более подходит к этому моллюску, так как он — обитатель одной

Рис. 54. Хищный пещерный слизень Troglolestes.



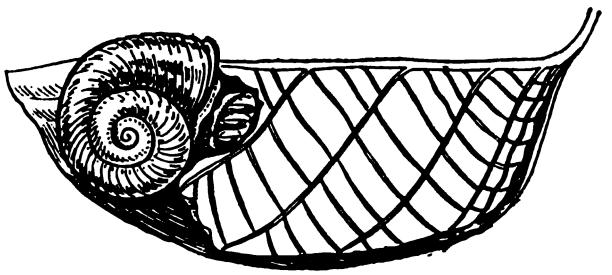
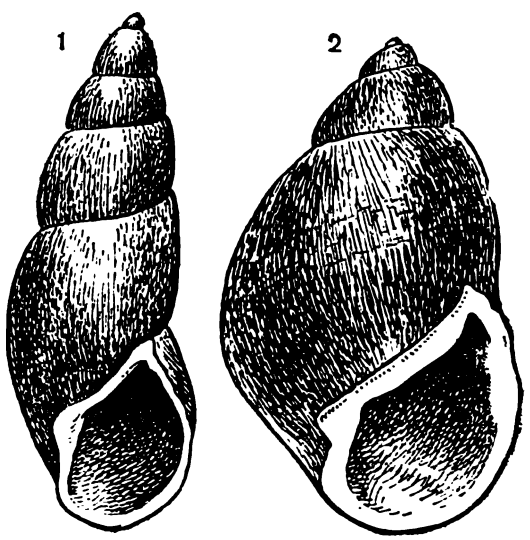


Рис. 55. Улитка Cochlostyla и кладка ее яиц между согнутыми и склеенными половинками листа.

пещеры на Черноморском побережье Кавказа (причем только одного зала) и к тому же хищник, питающийся мелкими почвенными малощетинковыми червями — энхитреидами. Жизнь в вечном мраке наложила отпечаток на внешний облик и внутреннее строение животного. Его тело лишено пигмента — оно снежно-белое, с просвечивающими сквозь кожу розоватыми внутренними органами. Глаза рудиментарны и впячены под покровы кожи. Они не воспринимают дневной свет, несмотря на то, что сохранили остаток слоя пигментных клеток и стекловидное тело с частью хрусталика. Дыхательное отверстие смещено почти в хвостовую часть тела. Это предохраняет легкое от засорения частицами почвы и от попадания воды, когда слизень погружает переднюю часть тела в грунт, охотясь за червями. В пещерах не только других районов страны, но и Кавказа подобные слизни не найдены.

Если дальневосточные слизни связывают фауну нашей страны с фауной Юго-Восточной Азии, то среднеазиатские виды семейства Ariophantidae связывают фауну Средней Азии с фауной тропической Индии. Относящиеся к этому семейству крупные улитки с зеленоватой стекловидной раковиной обитают в наиболее влажных участках гор — на сырых лугах, под камнями у русел рек. Как и многие другие виды, виды единственного в нашей фауне рода этого семейства — Macrochlamys — являются промежуточными хозяевами многих гельминтов.

Рис. 56. Стебельчатоглазые моллюски:
1 — клаватор (Clavator clavator); *2* — строфохеилус (Strophocheilus popelairianus).



Следует теперь вернуться к той группе стебельчатоглазых, к которой принадлежит виноградная улитка. Дело в том, что в настоящее время семейство *гелицид* (Helicidae) является лишь частью весьма обширной группы, включающей ряд близких семейств, образующих надсемейство Helicoidea. К этому надсемейству принадлежит более 2500 видов. Они встречаются во всех странах света, кроме самых крайних северных районов Евразии и Северной Америки. Несомненно, эта группа объединяет наиболее высокоорганизованных стебельчатоглазых. Высота организации выражается как в структуре раковины, так и в строении тела, особенно в строении и степени развития мышечного аппарата и нервной системы. Всегда хорошо кальцинированная раковина и развитый нервно-мышечный аппарат позволяют улиткам быстро реагировать на внешние условия и населять самые засушливые биотопы. Так, виды рода Helicella встречаются даже в пустынях. Эпифрагма, раковина и прочное прикрепление ее к субстрату обеспечивают весьма долгое существование улиток в крайне сухом климате в состоянии, похожем на спячку. Пожалуй, нет таких биотопов суши, где бы не обитали улитки этого надсемейства. В лесах Средней Европы многочисленны виды рода Perforatella с зубами в устье; здесь же обитает и единственный вид азиатского семейства Bradybaenidae — обычная улитка пойменных лесов Bradybaena fruticum с коричневой полосой на раковине. В лесах и парках Южной Европы встречаются крупные виды рода Cepaea с полосатыми раковинами. В Крыму и на Кавказе виды этой группы многочисленны — от мелких белых с черными полосками, суховыносливых Xeropicta до крупных кубаревидных Caucasotachea с черными краями устья, обитающих в лесах и парках. Богаты видами моллюсков этого надсемейства горы Средней Азии и приморские леса Дальнего Востока. В указанных районах распространены многочисленные виды семейства Bradybaenidae, зачастую весьма крупные, с раковиной, украшенной яркими коричневыми полосами.

Один из видов, относящихся к этому семейству,— улитка Cochlostyla leucophthalma, живущая в Юго-Восточной Азии, интересна тем, что откладывает яйца между склеенными половинками согнутого листа. Все манипуляции, необходимые для приготовления такого «домика», улитка проделывает с помощью ноги, а выделяющаяся при этом слизь играет роль цемента.

Среди видов рассматриваемого надсемейства, обитающих на Кавказе, Helix buchi может быть причислен к наиболее крупным из наземных стебельчатоглазых: высота его раковины достигает 57 мм, большой диаметр — 60 мм. Но самая массивная раковина у южноамериканского Strophocheilus popelairianus: высота ее достигает 140 мм. Тяжелые раковины этого моллюска используют на табачных плантациях для разглаживания листьев табака.

Стебельчатоглазые имеют много врагов среди различных групп животного мира. Из млекопитающих за ними охотятся насекомоядные, их поедают кабаны и мыши. Среди пернатых много видов, которые уничтожают улиток наряду с другой пищей. Это вороны, галки, сороки, скворцы, чибисы, дрозды, утки, фазаны, голуби. Последние иногда поедают улиток в довольно большом числе: в зобу одного почтового голубя было обнаружено 67 штук Helicella ericetorum.

Охотятся за улитками многие пресмыкающиеся и земноводные: в содержимом желудка лягушки Rana temporaria наземные легочные улитки составляют иногда до 9% проглоченной пищи. Из насекомых к врагам улиток, особенно слизней, относятся крупные жужелицы и их личинки, жуки-стафилиниды и др. Некоторые личинки жуков вонзаются челюстями в голову гелицид и дают себя увлечь в раковину, где начисто съедают моллюска; после этого они окукливаются в пустой раковине. Личинки некоторых мух (Onesia cognata, виды Sarcophaga и др.) паразитируют на улитках.

Как видим, стебельчатоглазые занимают важное место в наземных биогеоценозах, связывая своей жизнедеятельностью их неорганические (минеральные) компоненты, растения и другие группы животных.

ОТРЯД СИДЯЧЕГЛАЗЫЕ (BASOMMATOPHORA)

Характерный признак представителей этого отряда — расположение глаз у основания головных щупалец. Наиболее древние и во многих отношениях наиболее примитивные легочные принадлежат к одному из семейств этого отряда — *сифонариидам* (Siphonariidae), ведущим амфибиотический образ жизни на морском побережье. Для сифонариид характерна колпачковидная раковина, очень похожая на раковину морских блюдечек, и дисковидная присасывательная нога. Наряду с типичным для легочных моллюсков органом дыхания — легким, у сифонариид есть и жабры. Некоторые исследователи одну из жабр считают рудиментом настоящих жабр — ктенидиев. Другие ученые полагают, что все жабры сифонариид вторичного происхождения, развившиеся в связи с переходом этих животных к жизни в постоянно влажной среде.

Своеобразными местообитаниями и интересным образом жизни отличаются представители немногочисленного семейства *амфиболид* (Amphibolidae), распространенного в Юго-Восточной Азии, Австралии и Новой Зеландии. Амфиболиды населяют сильно опресненные участки в морских бухтах, встречаются и в устьях рек. Амфиболиды — единственное семейство легочных улиток, сохранивших крышечку. Другая характерная черта улиток семейства Amphibolidae состоит в том, что их легочная полость обычно бывает наполнена водой, хотя они и не имеют жабр.

Представителей отряда Basommatophora — улиток рода Cassidula можно встретить среди обитателей мангровых болот тропиков на островах Зондского архипелага. В прибойной зоне на побережье Великобритании можно увидеть маленькую улитку Otina otis. Некоторые сидячеглазые заселили карстовые пещеры, например улитка Zospeum spelaeum, утратившая в связи с пещерным существованием глаза.

Лишь очень немногие представители отряда сидячеглазых обитают на суше. Они принадлежат к семейству Ellobiidae, виды которого имеют ряд особенностей организации, позволяющих считать это семейство одним из самых примитивных семейств отряда сидячеглазых. К наземным сидячеглазым относятся виды рода Carichium, например C. minimum. Это очень мелкие моллюски, обитающие в сырой лесной подстилке. Они распространены в северном полушарии.

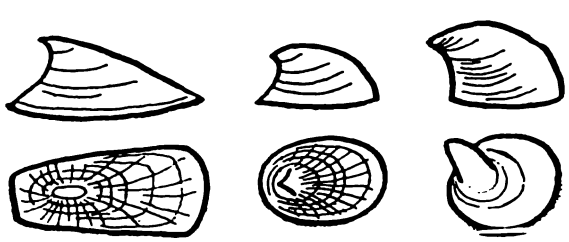
Однако большинство представителей отряда сидячеглазых населяют пресные водоемы. У представителей родов Physa и Aplexa, составляющих особое семейство *физид* (Physidae), раковина закручена не в правую, а в левую сторону (леотропные улитки). У Physa тонкая яйцевидная раковинка с коротким завитком, прикрытая сверху длинными лопастевидными отростками мантийного края. Улитки этого рода распространены во всех частях света. В нашей стране они представлены лишь двумя видами: Ph. fontinalis широко распространен в небольших медленно текущих ручьях, озерах, прудах почти по всей территории СССР, а Ph. acuta населяет реки и ручьи южных районов страны, встречаясь в бассейне Дона, Днепра и в водоемах Закавказья. Ph. acuta отличается и более крупными размерами (высота раковины 10—17 мм) по сравнению с Ph. fontinalis (высота раковины 4—6 мм). Род Aplexa, распространенный в Европе, Азии и Северной Америке, в фауне СССР представлен одним видом — A. hypnorum. Эта небольшая улитка (высота раковины 12—15 мм) живет в болотах, небольших пересыхающих лужах и сильно заросших ручьях как европейской, так и азиатской части страны. Улитки заканчивают жизненный цикл в течение одного года.

Рис. 61. Роговидная катушка (Planorbarius corneus): *1* — просвечивающие кровеносные сосуды.

Наиболее крупная из встречающихся в прудах, небольших озерах, затонах рек представителей семейства — *роговидная катушка* (Planorbarius corneus). Закрученная в одной плоскости раковина этой улитки достигает в диаметре 25—32 мм. Раковина окрашена в оливково-коричневые или коричневые тона разных оттенков, а нога и туловище чаще всего сине-черного цвета. Голова несет пару длинных нитевидных щупалец, у основания которых с внутренней стороны расположена пара глаз. У роговидной катушки радула и челюсти значительно более слабые, чем у прудовика. Улитка держится большей частью у дна, где легче найти мягкую пищу — ил, отмершие растения, трупы животных. В крови у катушки содержится связывающий кислород гемоглобин, что позволяет ей реже подниматься на поверхность для пополнения запасов воздуха, необходимого для дыхания.

Из более мелких видов катушек, которые населяют наши водоемы, особенно интересен Planorbis vortex, обладающий настолько тонкостенной, почти прозрачной раковиной, что через нее свободно можно видеть под лупой пульсацию сердца и другие внутренние органы. Эту маленькую улитку (диаметр раковины 9—10 мм) часто в большом числе можно обнаружить в стоячих водоемах преимущественно на нижней стороне листьев кубышек и водяных лилий.

Рис. 62. Улитки из семейств Acroloxidae и Ancylidae. Слева направо: Acroloxus lacustris, Ancylus fluviatilis, Pseudoancylastrum dybowskii.



Будучи в большинстве своем крайне изменчивыми, катушки приспособились к существованию в весьма разнообразных условиях: одна из форм вида Gyraulus gredleri встречается даже в горячих ключах неподалеку от Байкала при температуре 31 °С. Некоторые виды, например Planorbis planorbis, хорошо переносят вмерзание в лед и в таком состоянии переживают зиму. Наконец, ряд видов приспособился к жизни в небольших пересыхающих лужах: улитки закапываются в ил или забираются под дернины временно залитой водой луговой растительности и, затянув устье раковины тонкой пленкой, переживают неблагоприятный для них период. Таковы, например, Planorbis planorbis, Pl. rossmaessleri, Pl. leucostoma, Segmentina nitida. Этой же способностью обладают и некоторые мелкие прудовики, например Radix peregra, Galba truncatula и Stagnicola palustris, а также битинии и вальваты из переднежаберных.

Богат видами в семействе катушек род Choanomphalus. Некоторые из видов этого рода, обитающие в Байкале, распространяются по реке Ангаре. На Дальнем Востоке, в пойменных озерах бассейна Амура, встречается единственный вид рода Glyptophysa — G. rezvoji. Многие роды семейства катушек распространены в Австралии, Африке, Южной Азии и в Новом Свете.

В африканских озерах дельты Нила распространены виды рода Biomphalaria. Они служат промежуточными хозяевами для опаснейшего паразита человека — кровяной двуустки. Другие виды семейства Planorbidae являются промежуточными хозяевами кровяных двуусток в Юго-Восточной Азии.

Заканчивая обзор пресноводных легочных улиток, остается упомянуть о весьма распространенных в наших водоемах маленьких улитках из семейств Acroloxidae и Ancylidae. Раковины этих моллюсков имеют форму колпачка с невысокой вершиной, несколько наклоненной назад; иногда она, кроме того, сдвинута и вбок. Самая крупная из этих улиток — Acroloxus lacustris — длиной 7—8 мм, другие виды — еще меньших размеров. A. lacustris — постоянный обитатель стоячих водоемов почти на всей территории СССР. Этот моллюск встречается обычно на стеблях и листьях водных растений, не поднимаясь, как правило, выше уровня воды. Другой вид — A. fluviatilis, с яйцевидноовальной формой устья и сильно сдвинутой назад вершиной раковины, живет только в текучих водоемах. Он распространен в реках европейской части СССР и в реках более западных районов. Наконец, несколько видов, относящихся к роду Pseudoancylastrum, населяют Байкал и реку Ангару.

Для улиток семейств Acroloxidae и Ancylidae характерен возврат от легочного дыхания к дыханию растворенным в воде кислородом: мантийная полость у них более или менее редуцирована, но на нижнем крае мантии находится лопастевидный вырост, функционирующий как вторичная жабра.

Как видим, в пределах отряда сидячеглазых пресноводных моллюсков наблюдаются случаи коренного изменения способа дыхания: то нацело теряется легкое и оно заменяется жаброй, то легочная (мантийная) полость заполняется водой и ее стенка, пронизанная кровеносными сосудами, начинает функционировать как жабра. Все это подчеркивает большую экологическую пластичность моллюсков отряда сидячеглазых, которая и обеспечила им проникновение в весьма разнообразные биотопы.

КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (BIVALVIA)

«Карась... лежит... зарывшись в ил и выбирает оттуда микроскопических ракушек ради своего продовольствия». Дальше Карась рассуждает: «Да и устроена она [ракушка] так, что никак невозможно, чтоб ее не проглотить. Потяни рылом воду, ан в зобу у тебя уж видимо-невидимо ракушек кишит». Эти фразы взяты из сказки М. Е. Салтыкова-Щедрина «Карась-идеалист». Создавая эту сказку, гениальный писатель вряд ли думал о пищевых взаимоотношениях в природе, однако в приведенных цитатах кратко и емко отражены два факта: способность двустворчатых моллюсков (ракушек) образовывать очень плотные скопления и важная роль, которую они играют в питании рыб. Роль эта существенная, но далеко не единственная.

Человек, который наслаждается чистотой и прозрачностью воды во время летнего купания в море, озере или реке, обычно не задается вопросом: а почему вода чистая? В самом деле, в воде живет великое множество организмов, каждый из которых, в числе прочих отправлений, выделяет в воду экскременты; когда эти организмы погибают, они в воде разлагаются, а вода тем не менее остается свежей (конечно, если она не отравлена сбросами промышленных предприятий).

Очистку воды ведут многие организмы (губки, ракообразные), но, пожалуй, одна из основных групп животных, которой мы обязаны чистотой воды, — это двустворчатые моллюски. Подавляющее большинство видов этой группы по способу питания — фильтраторы: они засасывают воду, содержащую органические и минеральные частицы, взвешенные в воде, мелкие планктонные организмы, а выводят чистую профильтрованную воду. Об эффективности работы двустворчатых моллюсков дают представление цифры: плотное скопление мидий, заселяющих 1 м² площади дна, за сутки способно профильтровать до 280 м³ воды. Миллиарды живых насосов практически во всех водоемах нашей планеты день и ночь фильтруют воду, возвращая ей первоначальную чистоту.

Поскольку двустворчатые моллюски получают питание и кислород для дыхания только из воды, сухопутных форм среди них нет. Они заселили все типы водоемов — соленые и пресные, большие и малые, постоянные и периодически высыхающие. Мелкие пресноводные горошинки иногда живут даже в заболоченных почвах. Двустворчатые моллюски встречаются на любых глубинах, во всех широтах и на всех грунтах; некоторые из них прикрепляются к камням, скалам и раковинам других моллюсков; некоторые тесно связаны с губками, ракообразными, иглокожими, многощетинковыми червями; маленький моллюск энтовальва живет даже в пищеводе голотурий.

Хотя жить «полнокровной жизнью» вне воды двустворчатые моллюски не могут, многие из них способны сохранять жизнеспособность без воды в течение долгого времени: виргинская устрица — до 10 недель, мидии — до месяца. Абсолютный рекорд установил австралийский пресноводный моллюск Velesunio ambiguus, обитающий в пересыхающих водоемах: он прожил без воды около полутора лет (498 суток).

Общее число видов двустворчатых моллюсков — около 20 000. Бóльшая часть их населяет небольшие глубины в тропических и субтропических морях, их много и на коралловых рифах. Разнообразие раковин очень велико: гигантская тридакна может достигать длины около 1,5 м и иметь массу до четверти тонны, а глубоководные морские микрогломы или некоторые пресноводные горошинки имеют в длину чуть больше 1 мм при массе в несколько миллиграммов. Для тропических видов характерны очень яркие раковины, часто украшенные шипами, ребрами, чешуйками.

Такое разнообразие формы, размеров и окраски раковин стало причиной того, что для обозначения класса в разное время было предложено четырнадцать (!) названий. Вероятно, другого класса с таким обилием названий нет. Самое первое по времени и самое верное по существу наименование «двустворчатые» (Bivalvia) предложил в 1758 г. Карл Линней; среди прочих названий широко пользовались тремя: название «безголовые» (Acephala) дал Кювье в 1798 г.; «пластинчатожаберные» (Lamellibranchiata) — Блэнвилль в 1814 г.; «топороногие» (Pelecypoda) — Гольд-

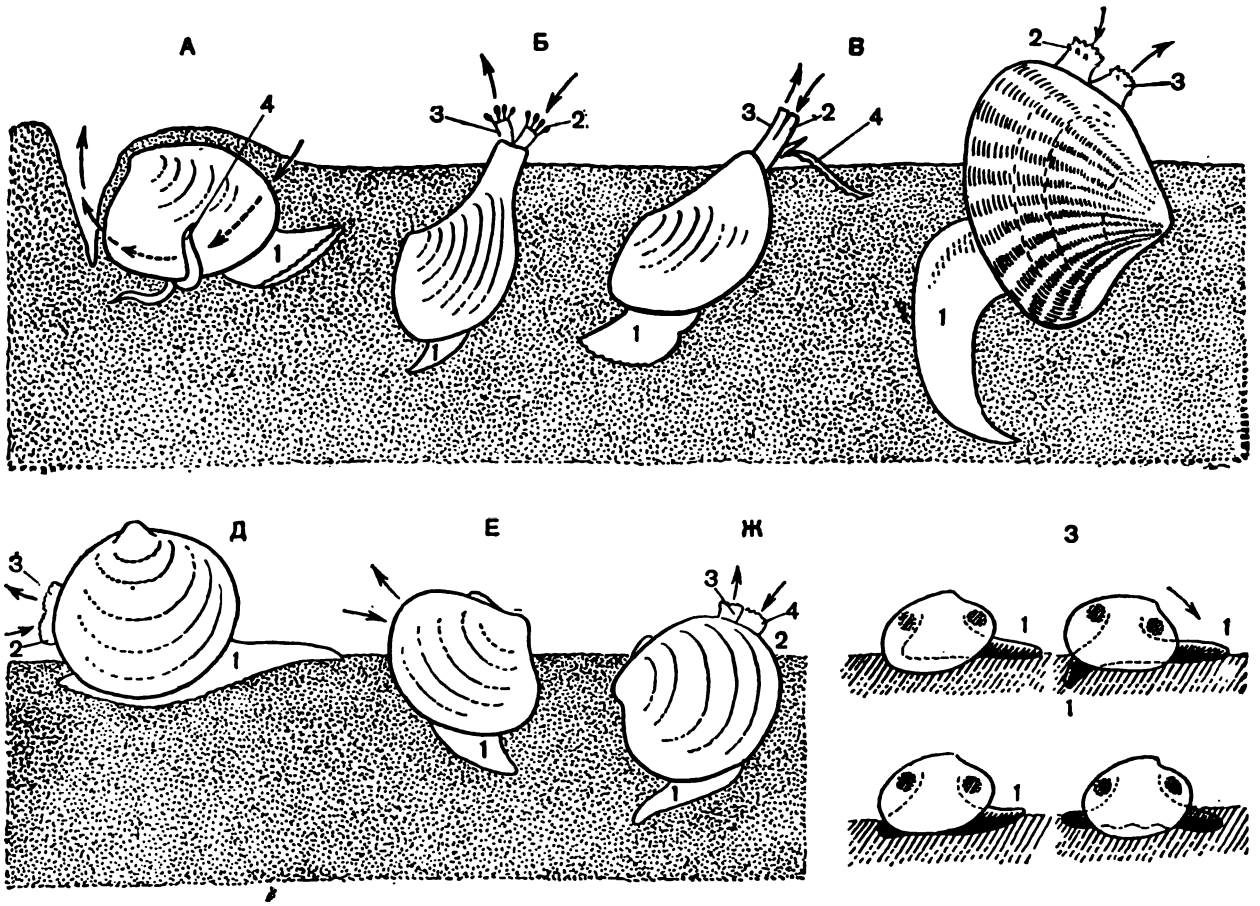


Рис. 63. Двустворчатые моллюски, обитающие на поверхности дна и неглубоко закапывающиеся в грунт (схема):
А — ореховидка-нукула; *Б* — куспидария; *В* — йольдия; *Г* — диданка; *Д* — пектункулюс; *Е* — астарта; *Ж* — циприна; *З* — петушок-тапес, стадии движения; *1* — нога; *2* — вводной сифон; *3* — выводной (анальный) сифон; *4* — ротовые щупальца и придатки. Стрелками показано направление тока воды.

фусс в 1820 г. Два последних названия неверны по существу, поскольку не у всех членов класса жабры имеют пластинчатое строение и внешний вид ноги достаточно разнообразен — от плоской ползательной до пальцевидной, лопатообразной, а возможно и ее отсутствие. Термин «безголовые» верно отражает особенности, присущие всем представителям класса, но линнеевское название старше. Есть и русское название — раку́шки.

Особенности строения животных связаны с тремя обстоятельствами: происхождением, условиями существования и образом жизни. Происхождение обычно накладывает определенные рамки на пределы изменчивости. Например, все представители надотряда первичножаберных (Protobranchia) имеют характерный замо́к, состоящий из множества одинаковых зубчиков, и ногу с плоской подошвой, а также очень сильно развитые околоротовые придатки — независимо от того, на каких глубинах, на каких грунтах и в каком регионе животные обитают. Условия существования часто способствуют возникновению определенной окраски раковины, скульптуры на ее поверхности и, в некоторой степени, формы раковины. Образ жизни сказывается на многих особенностях организации животных. Так, у тесно связанных со скалами двустворчатых моллюсков обычно развивается способность сверлить твердый субстрат (экологическая группа камнеточцев и древоточцев). В ноге многих видов имеется особая железа, выделяющая так называемые б и с с у с н ы е н и т и (б и с с у с), с помощью которых моллюски прикрепляются. Некоторые виды цементируются (прирастают) одной из створок к поверхности камней. Водообмен в мантийной полости осуществляется обычно с помощью трубок (сифонов), сформированных краем мантии. Поэтому виды, прикрепляющиеся к твердому субстрату или живущие на поверхности грунта, часто имеют короткие сифоны (рис. 63), а те виды, которые закапываются в грунт, обладают очень длинными сифонами, длина которых может превышать длину их раковины (рис. 64).

Толщина стенок раковины также обычно связана с условиями существования: глубоководные океанические формы, а также моллюски, живущие в пресных стоячих или слабопроточных водах на мягких грунтах, имеют чаще всего то́нкостенные раковины, иногда почти прозрачные, как у маленьких гребешков пропеамуссиумов. Напротив, видам, обитающим в прибойной зоне, на ка-

менистых грунтах, на быстрых перекатах, свойственны мощные твердостенные раковины. У комменсалов мантия нередко обрастает раковину, в результате створки становятся очень тонкими и имеют наклонность к редукции.

Поскольку раковины двустворчатых моллюсков состоят по существу из «камня» (карбоната кальция), они, как и раковины других моллюсков, хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и служат важным источником сведений о природной обстановке в минувшие геологические эпохи. Скопления ископаемых раковин живущего ныне в арктических морях холодноводного моллюска *арктической портландии* (Portlandia arctica) в отложениях Северной Европы указывают на то, что этот регион некогда был занят холодным, слегка опресненным участком мелководного так называемого Йольдиевого моря. Кстати, само это название образовано от названия рода двустворчатых моллюсков йольдий, с которыми ранее объединяли род портландий. Это море с холодноводной фауной, где главную роль играла арктическая портландия, было связано с периодом похолодания в послеледниковое время (около 8—10 тыс. лет назад). Отложения теплого Литторинового моря, существовавшего позднее (3—5 тыс. лет назад), характеризуются присутствием относительно тепловодных двустворчатых моллюсков, например *исландской циприны* (Arctica islandica), *съедобной сердцевидки* (Cerastoderma edule), *шероховатой зирфеи* (Zirfaea crispata). Ныне эти виды живут в Северной Атлантике, в наиболее теплых районах Баренцева и отчасти Белого морей, тогда как в эпоху Литторинового моря они продвигались дальше на север.

С древнейших времен многие двустворчатые моллюски использовались человеком в гастрономических целях. Их раковины постоянно встречаются в «кухонных кучах» доисторического человека, жившего по берегам водоемов. В раскопках стоянок палеолитического человека в Крыму постоянно находят множество раковин мидий, устриц, гребешков и других ракушек, которых промышляют и в наше время. Мясо этих животных не только вкусно и легкоусвояемо: оно обладает высокой калорийностью и содержит витамины A, B, C, D и др., а также такие редкие в обычной пище человека микроэлементы, как иод, железо, цинк, медь. Мясо и раковины ракушек используют для изготовления добавляемой в пищу домашней птице кормовой муки и удобрений.

Сейчас естественные запасы наиболее ценных промысловых моллюсков во многих местах истощены или существенно подорваны; поэтому во многих странах их стали переселять в новые районы, акклиматизировать, а также разводить искусственно. В настоящее время значительно больше половины добываемых двустворчатых моллюсков получают в результате искусственного разведения. Особенно большое значение имеет промысел различных ракушек в Японии, США, Корее, Китае, Индонезии, на Филиппинских и других островах Тихого океана. В Японии, например, добывается около 90 видов двустворчатых моллюсков, из которых примерно два десятка видов имеют большое промысловое значение, а 10 видов разводят искусственно. Больше всего (90%) ракушек добывается в северном полушарии — в Тихом и Атлантическом океанах.

Промысел пресноводных двустворчатых составляет лишь несколько процентов от мировой добычи всех моллюсков.

В нашей стране промысловое значение имеют главным образом *приморский гребешок* (Patinopecten yessoensis), несколько видов *мидий* (Mytilus), *устрицы* (Ostrea), *белая ракушка* (Spisula sachalinensis), *песчаная ракушка* (Mya arenaria), *петушки* (Tapes, Venerupis).

Двустворчатых моллюсков добывают не только ради мяса: их раковины используют как сырье для изделий из перламутра (перловицы, североамериканские лампсилиды, пресноводные и мор-

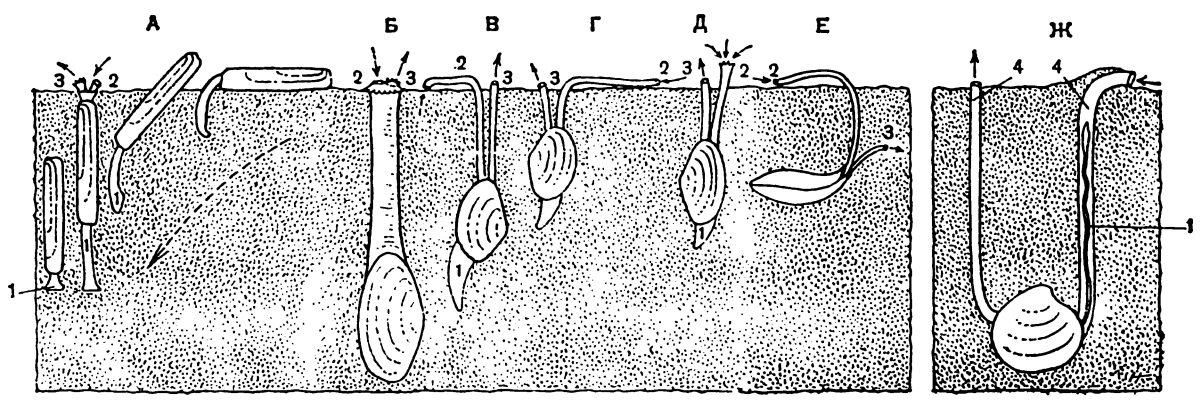


Рис. 64. Двустворчатые моллюски, глубоко закапывающиеся в грунт (схема):

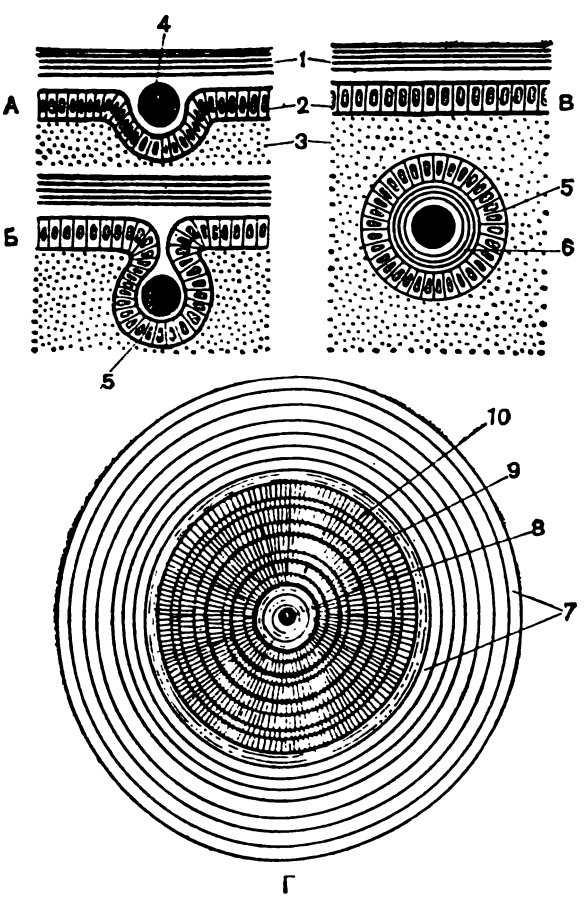
А — морской черенок солен, стадии закапывания; *Б* — мия; *В* — скробикулярия; *Г* — теллина; *Д* — донакс; *Е* — макома; *Ж* — тиазира; *1* — нога; *2* — вводной сифон; *3* — выводной (анальный) сифон; *4* — трубчатый ход, выстланный слизью. Стрелками показано направление тока воды.

ские жемчужницы); наконец их промышляют ради жемчуга.

Надо заметить, что жемчужина с точки зрения зоолога и с точки зрения ювелира — далеко не всегда одно и то же. Жемчужина образуется в раковине в тех случаях, когда между мантией и внутренней поверхностью раковины попадает какое-нибудь постороннее тело. Это может быть песчинка, кусочек тканей мантии, мелкое животное-паразит. Мантия, раздражаемая посторонним телом, начинает слой за слоем выделять в этом месте перламутр. Так жемчужина растет, затем постепенно отъединяется от внутренней поверхности раковины (часто она первоначально не соединена с раковиной) и лежит свободно (рис. 65). Чтобы жемчужина имела ювелирную ценность, к ней предъявляются определенные требования, связанные с ее размером, чистотой, окраской, правильностью формы. Вот такие «ювелирные» жемчужины в природе встречаются довольно редко. Однако в конце прошлого века японский зоолог Мицукури предложил способ искусственного выращивания жемчуга в морских жемчужницах. Этот способ, применявшийся промышленником Микимото, состоял в том, что в раковину моллюска (в трехлетнем возрасте) подкладывали кусочек перламутра полусферической формы и приклеивали изнутри к створке. После того как он покрывался слоями перламутра, его вырезали вместе с прилегающим участком перламутрового слоя раковины, за счет которого путем шлифовки дополняли недостающую половину жемчужины. В других случаях шаровидную жемчужину создавали склеиванием двух половинок.

Рис. 65. Схема образования жемчужины:

А, Б, В — последовательные стадии; *Г* — шлиф через жемчужину; *1* — перламутровый слой раковины; *2* — эпителий мантии; *3* — соединительная ткань мантии; *4* и *8* — инородное тело — «ядро» жемчужины; 5— мантийный мешочек; *6* — жемчужина; *7* — слои перламутра; *9* — слои конхиолина; *10* — призматические слои.



Так как оба способа не давали полноценных жемчужин, позже их усовершенствовали: выточенные на токарном станке перламутровые шарики обвязывали участком мантийного листка и в таком виде трансплантировали в трехлетних моллюсков. Такие жемчужные мешочки с искусственными ядрами выдерживали в теле ракушки в течение 7 лет. «Микимотовские» жемчужины с искусственным ядром ценятся на 20—40% ниже природных, так как считаются менее прочными.

Велико также косвенное значение двустворчатых моллюсков для человека: ракушками, как мы уже выяснили, питаются многие рыбы, и отнюдь не только караси. Некоторые виды заслужили даже название «моллюскоедов», например каспийская вобла. Районы, где наряду с другими донными беспозвоночными наблюдается массовое развитие мелких ракушек, служат местами откорма различных придонных промысловых рыб. Немалую роль двустворчатые моллюски играют в питании всем известных промысловых камчатских «крабов».

Наружный скелет (раковина) ракушек всегда состоит из двух створок. Форма и размер правой и левой створок обычно одинаковы, но нередки случаи, когда они заметно различаются. Если в других классах типа моллюсков раковина в той или иной мере утрачивается (вспомним морских и сухопутных слизней из класса брюхоногих, большинство современных головоногих, бороздчатобрюхих), то для двустворчатых раковина — непременный атрибут, и лишь очень редко она может сильно уменьшаться, но полностью не исчезает никогда.

На спинной стороне животного створки соединяются эластичным тяжом—связкой, или лигаментом.

Для удобства дальнейшего рассказа возьмем какую-нибудь всем известную ракушку, хотя по ходу дела будем уделять внимание и другим видам. В качестве такого примера будем ориентироваться на беззубку, очень обычную в медленно текущих и стоячих водоемах нашей страны.

Род *беззубок* (Anodonta) относится к самому большому из трех входящих в состав класса надотряду настоящих пластинчатожаберных. Прежде всего надлежит выяснить, где у моллюска передний конец, а где задний. Передний конец короче и более округлый, задний слегка сужен и оттянут. Точкой отсчета служит макушка — самая верх-

няя вздутая часть; это первый по времени образования участок раковины. Если виден край ноги, высунувшийся между створками, то передний конец легко узнается, так как нога направлена вперед. На заднем конце между приоткрытыми створками заметны два щелевидных отверстия, расположенных одно над другим. Это сифоны: через нижний вода направляется в пространство между створками, через верхний удаляется наружу.

Лигамент (связка) хорошо виден на спинной стороне раковины; за счет пружинных свойств лигамента створки при расслаблении мускуловзамыкателей (аддукторов) автоматически приоткрываются. Лигамент состоит из волокнистого рогоподобного вещества — конхиолина. Когда аддукторы, сокращаясь, стягивают створки, волокна в нижней части лигамента сжимаются, а в верхнем слое — растягиваются, причем и те и другие стремятся в силу естественной упругости вернуться к исходному состоянию. Именно поэтому у мертвых моллюсков аддукторы расслаблены и створки раковины всегда полураскрыты. У членов других групп лигамент может быть в разной степени погружен в пространство между створками, поэтому, в зависимости от степени погружения, принято говорить о наружном и внутреннем лигаменте.

Внутренняя поверхность спинного края створок у беззубки гладкая, отсюда название моллюска. Однако у большей части двустворчатых для предотвращения смещения створок одной относительно другой в плоскости смыкания развивается система (нередко очень сложная) выростов, бугорков и пластинок, занимающих спинной (замковый) край раковины — так называемый замóк, отдельные выступающие элементы которого именуются зубами. Замковым зубам одной створки соответствуют углубления на другой створке. Детали строения замка, число, форма и характер расположения зубов служат важными систематическими признаками и характерны для семейства, рода, иногда и вида. Строение замка дает материал для расшифровки генеалогических отношений между различными группами двустворчатых моллюсков.

Поверхность раковины покрыта органическим (конхиолиновым) слоем (иногда он исчезает) — периостракумом, обычно окрашенным. Роль периостракума заключается в защите нижнего (известкового) слоя как от механических повреждений, так и от химической коррозии. В частности, в море у дна и в толще грунта благодаря разложению органического вещества и отчасти в результате дыхания водных животных может накапливаться угольная кислота, растворяющая карбонат кальция. Так, в Карском море местами встречаются совсем мягкие пустые раковины астарт, йольдий и портландий с растворенной известковой частью

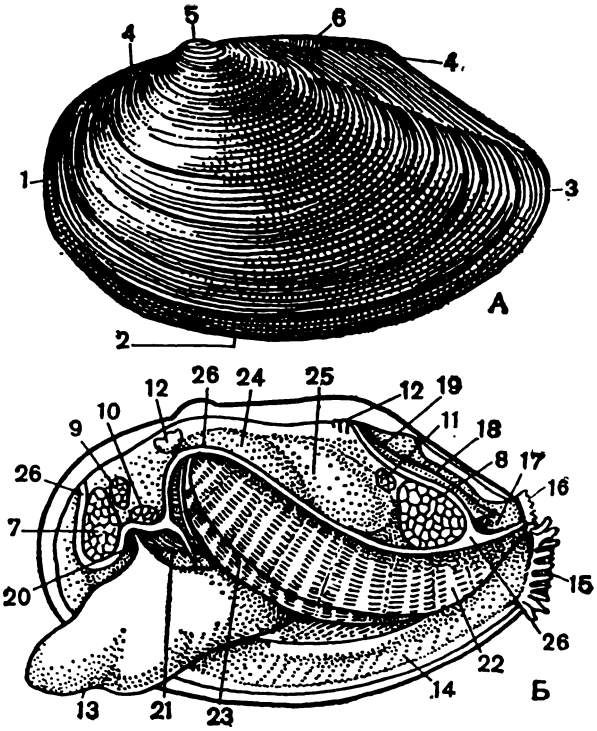


Рис. 66. Беззубка (Anodonta):

А — внешний вид раковины; *Б* — вид тела моллюска слева, раковина удалена; *1* — передний край раковины; *2* — брюшной край; *3* — задний край; *4* — спинной (замковый) край; *5* — макушки; *6* — наружный лигамент (связка); *7* — передний аддуктор; *8* — задний аддуктор; *9* — передний ретрактор (втягиватель) ноги; *10* — протрактор ноги; *11* — задний ретрактор ноги; *12* — леваторы (поднимател) ноги; *13* — нога; *14* — мантийный листок; *15* — вводной (дыхательный) сифон; *16* — выводной (анальный) сифон; *17* — полость анального сифона; *18* — спинной мантийный клапан; *19* — спинное мантийное отверстие; *20* — рот; *21* — ротовая лопасть; *22* — левая наружная полужабра; *23* — левая внутренняя полужабра; *24* — кеберов орган; *25* — околосердечная сумка; *26* — линия, по которой отрезан левый мантийный листок.

раковины, от которой остается неповрежденным только периостракум. Такая же картина наблюдается в некоторых районах Балтийского моря. Может быть, вы обращали внимание на то, что раковины речных беззубок или перловиц изъедены у макушки. Почему именно у макушки? Потому, что это самая старая часть раковины, на которой периостракум со временем «протерся» и места, где вода получила доступ к известковому слою, начинают разрушаться из-за того, что вода имеет часто слабокислую реакцию.

Если у беззубки периостракум соскоблить, под ним обнаруживается белый фарфоровидный, или призматический, слой, состоящий, как мы выяснили, из карбоната кальция. На поверхности его, как и на поверхности периостракума, хорошо различима скульптура, которая чаще всего (как у беззубки) состоит из тонких концентрических линий. Однако скульптура может быть и очень сложной — в виде ребер, радиальных утолщений, чешуек, шипов, волнистых линий и т. д. Фарфоровидный слой состоит из известковых призмочек, разделенных тончайшими конхиолиновыми про-

слойками и расположенных перпендикулярно к поверхности раковины.

Внутренний слой раковины — перламутровый; у многих двустворчатых моллюсков он отсутствует. Этот слой сложен тончайшими известковыми листовидными чешуйками; благодаря прозрачности каждой чешуйки возникает интерференция света, которая и обеспечивает характерный блеск и радужные переливы перламутра. Самый красивый перламутр бывает у тех моллюсков, у которых толщина чешуек составляет 0,4—0,6 мкм.

Карбонат кальция в раковине может быть в виде кальцита или арагонита; у тропических форм раковина содержит больше арагонита, а также довольно много стронция. Кристаллографическое изучение состава раковин ископаемых моллюсков позволяет судить о температуре вод, в которых жили эти животные.

Все слои раковины формируются за счет секреторной работы края мантии, подстилающей створки: здесь имеется большое число одноклеточных желез, выделяющих различные слои раковины. Получая материал для постройки раковины через кровь, эти железы, кроме того, способны и самостоятельно извлекать кальций из воды (эта способность была установлена путем экспериментов с радиоактивным кальцием).

Линейный рост раковины происходит путем нарастания створок по всему свободному краю. При наступлении неблагоприятных условий (зимой, при ухудшении питания, при недостатке кислорода и т. д.) рост раковины может сильно замедляться. Эти замедления роста хорошо заметны на раковине беззубки в виде сгущения линий, проходящего параллельно краю раковины: чем старше животное, тем больше таких сгущений. По зимним кольцам — сезонным остановкам роста раковины — иногда можно приблизительно определить возраст моллюска. Однако у жителей тропиков, где сезонные явления часто отсутствуют, такие кольца обычно не образуются. У наших пресноводных и морских видов, особенно мелководных, зимние перерывы роста имеются, поэтому годовые кольца выражены обычно вполне четко.

По мере увеличения длины раковины происходит и утолщение ее стенок в результате наслаивания все новых известковых элементов на внутренней поверхности створок.

Створки раковины соединены аддукторами, один из которых расположен в передней части животного, а другой — в задней. Аддукторы очень сильны: у живой беззубки легче сломать раковину, чем открыть ее, не перерезав этих мускулов.

У многих двустворчатых моллюсков возникает так называемая анизомиария («разномускульность»), когда один аддуктор развит лучше другого; анизомиария представляет собой этап развития мономиарии («одномускульности»), при которой один из аддукторов исчезает (например, у морского гребешка). Редукция одного из аддукторов обычно связана с переходом либо к прикрепленному образу жизни, либо к плавающему, в любом случае с отказом от традиционного способа передвижения — ползания.

Каждый аддуктор состоит из двух частей; это разделение на два отдела лучше всего заметно у мономиарных форм. Один из отделов (он обычно больше по размеру) состоит из поперечнополосатых мускульных волокон и способен к быстрым энергичным сокращениям; мышечные волокна меньшего отдела — гладкие. Отделы выполняют разную роль: больший отдел обеспечивает резкое «хлопанье» створками (например, при плавании), а меньший, хотя и сокращается медленнее, способен развивать длительное усилие и удерживает, когда в этом есть необходимость, створки в сомкнутом состоянии.

Если аддукторы моллюска перерезаны, створки, растягиваемые лигаментом, сами приоткрываются, и тогда можно видеть пару тонких полупрозрачных листков, прикрывающих тело слева и справа, — мантию. Эти листки соединены на спинной стороне, а их свободные утолщенные края прикрепляются посредством небольших мантийных мускулов к внутренней поверхности раковины вдоль краев створок. Если отъединить край мантии от раковины, можно заметить след ее прикрепления: это так называемая мантийная линия. Правый и левый листки мантии, срастаясь местами, образуют в задней части два щелевидных отверстия — сифона, окаймленных короткими чувствительными выростами (рис. 67).

У моллюсков, закапывающихся в грунт, имеются длинные сократимые сифоны. Места прикрепления управляющих ими мышц образуют на внутренней поверхности раковины отпечаток (мантийный синус), по форме которого можно до известной степени судить о том, насколько развиты сифоны. Как правило, чем глубже синус, тем длиннее сифоны и, следовательно, тем глубже их обладатели способны закапываться в грунт. Установление таких зависимостей (корреляций) помогает разгадать образ жизни ископаемых форм.

На брюшной стороне между правым и левым листками мантии у беззубки выдается вперед большая клиновидной формы нога, направленная острым концом вперед. Нога у беззубки очень подвижна (как и у многих других видов, ведущих активноподвижный образ жизни). Если беззубку пустить в аквариум, через некоторое время животное успокаивается, створки немного расходятся, и показываются розовато-желтые края мантии, между которыми выдвигается передний конец ноги. Если моллюска не тревожить, нога высовывается дальше (у крупных экземпляров на 4—5 см), погружается в песок, и животное начинает двигаться вперед или закапываться в грунт передним концом. Основную роль в закапывании иг-

рает нога. Вначале погруженная передняя ее часть заякоривается в толще песка, затем мускулатура ноги резко сокращается, и животное подтягивается вперед. В водоемах, где течение слабое, часто можно заметить борозды, оставленные двустворчатыми моллюсками при передвижении.

Подвижность ноги двустворчатых моллюсков очень велика, она обеспечивается согласованными сокращениями групп мышц, имеющих различную ориентацию (косую, продольную, поперечную). Кроме того, имеется несколько пар мышц, связывающих ногу с внутренней поверхностью раковины. Места прикрепления этих мышц — отпечатки — часто хорошо заметны близ спинного края раковины. Как уже говорилось, у многих видов в ноге имеется биссусная железа, выделяющая прочные биссусные нити, с помощью которых моллюск прикрепляется к субстрату.

В пространстве, заключенном между мантийными листками и телом, — в мантийной полости — располагаются жабры, ротовые лопасти, некоторые органы чувств и открываются отверстия задней кишки, почек и половых желез. Ротовое отверстие помещается в углублении позади переднего аддуктора.

Жабры занимают заднюю часть мантийной полости. У первичножаберных они двоякоперистые; у перегородчатожаберных — видоизменяются в пластинку с отверстиями, лежащую горизонтально. У настоящих пластинчатожаберных, в частности у беззубки, жабры устроены сложнее. Возьмите лист бумаги и сложите его пополам вдоль. Место перегиба будет соответствовать оси жабр, на которой они подвешены. Затем каждую половину вновь сложите параллельно первому перегибу так, чтобы получилась «гармошка»; каждая половина «гармошки» будет соответствовать полужабрам — наружной и внутренней (рис. 68). Каждая жаберная пластинка состоит из рядов отдельных нитей (филаментов), а каждая нить соответственно образует нисходящее и восходящее колена. У беззубки между соседствующими нитями и между образуемыми ими коленами имеются соединения («мостики»); каждая полужабра, таким образом, представляет собой решетчатую, сложно продырявленную двуслойную пластинку.

Мантийная полость и жабры постоянно омываются током воды. Этот ток создается главным образом за счет работы микроскопических ресничек эпителия, покрывающего внутреннюю поверхность мантии, жабр, ротовых лопастей и стенок тела. Вода поступает в мантийную полость через нижний (вводной, дыхательный) сифон и попадает сначала в ее бо́льшую, нижнюю часть — дыхательную камеру; затем процеживается сквозь щели в жабрах и уходит в верхнюю часть мантийной полости — выдыхательную камеру, откуда и выводится наружу через верхний (выводной, анальный) сифон (рис. 69 и 70). Засасывание воды через

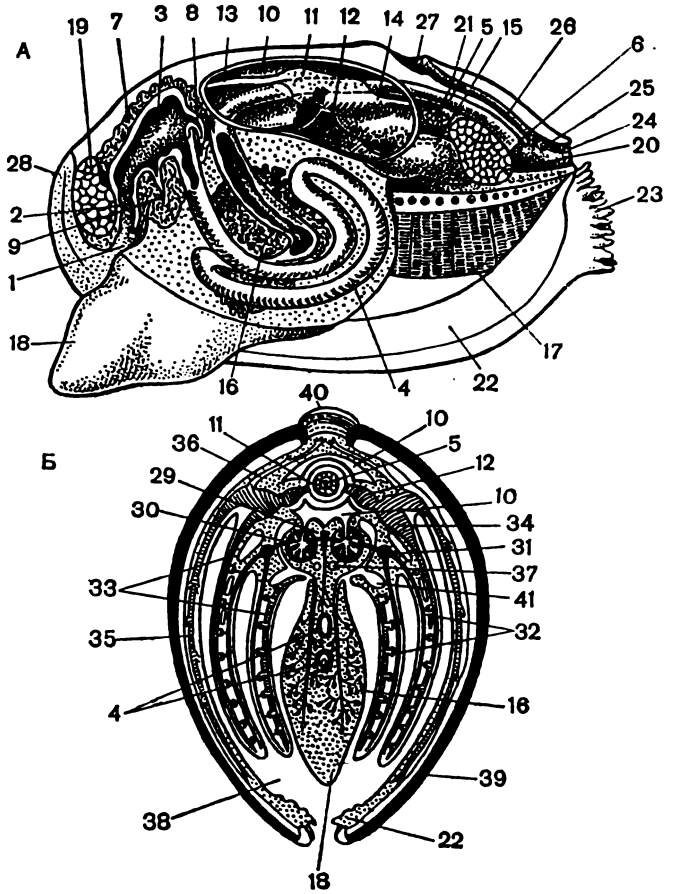


Рис. 67. Схема внутреннего строения беззубки:

А — продольный разрез через тело, вид слева; *Б* — поперечный разрез и схема кровеносной системы; *1* — рот; *2* — пищевод; *3* — желудок; *4* — средняя кишка; *5* — прямая кишка; *6* — анальное отверстие; *7* — печень; *8* — протоки печени; *9* — мешок кристаллического стебелька; *10* — перикард; *11* — желудочек сердца; *12* — предсердие; *13* — передняя аорта; *14* — задняя аорта; *15* — почка; *16* — половая железа (гонада); *17* — полужабра; *18* — нога; *19* — передний аддуктор; *20* — задний аддуктор; *21* — задний ретрактор ноги; *22* — мантийный листок; *23* — вводной сифон; *24* — выводной сифон; *25* — полость выводного сифона; *26* — спинной мантийный канал; *27* — спинное мантийное отверстие; *28* — передний конец раковины; *29* — внутренностная и ножная вены; *30* — венозная система почек; *31* — жаберные артерии; *32* — приносящие жаберные сосуды; *33* — выносящие жаберные сосуды; *34* — жаберные вены; *35* — мантийные вены; *36* — сосуды от кеберова органа; *37* — плевральные нервные стволы; *38* — нижняя камера мантийной полости; *39* — створки раковины; *40* — лигамент; *41* — верхняя камера мантийной полости.

нижний сифон происходит за счет разницы в гидростатическом давлении в наджаберной и поджаберной камерах. У беззубки, как и у многих других двустворчатых моллюсков, вода поступает через задний конец и выводится через него же; такой ток можно назвать циркулярным или возвратным. Однако известны случаи, когда вода поступает через передний конец тела, а выводится через задний; такой ток именуется сквозным. Помимо ресничного эпителия, в водообмене принимает участие также мускулатура жабр, мантии и сифонов.

Ток воды, поступающий в мантийную полость, несет с собой частички взвеси. Этот ток легко обнаружить, если положить беззубку в сосуд с во-

дой так, чтобы вода слегка покрывала раковину. Дав моллюску успокоиться, надо подсыпать в воду у заднего конца раковины какой-нибудь порошок, остающийся взвешенным в воде (тушь, кармин, сухие тертые водоросли). Тогда легко заметить, что крупинки порошка всасываются через нижний сифон внутрь раковины и через некоторое время выбрасываются наружу через верхний. Время от времени беззубка, часто без всякого внешнего раздражения, с силой захлопывает створки и выбрасывает наружу струи воды, разом обновляя всю воду в мантийной полости. Вскоре створки вновь приоткрываются и возобновляется нормальная медленная циркуляция воды.

Вода, поступающая в мантийную полость, обеспечивает моллюска не только кислородом для дыхания, но и пищей. Поскольку двустворчатые моллюски лишены головы и связанных с нею органов — глотки, слюнных желез, органов захвата и пережевывания пищи, большинство этих животных, в частности беззубка, питаются фильтрационным способом, т. е. отфильтровывая и потребляя взвешенные в воде органические частицы, а также одноклеточные водоросли, бактерии и очень мелких беспозвоночных животных. При помощи сложного ресничного механизма жабр и ротовых лопастей ракушки сначала «начерно» отфильтровывают все пригодные в пищу частицы, а затем отделяют несъедобную минеральную взвесь и слишком крупные для них органические комки. Слизь, выделяемая соответствующими клетками, обволакивает отсортированные пищевые частички, которые направляются в пищевые бороздки, расположенные у беззубки вдоль брюшного края полужабр или у их основания. По этим бороздкам, опять-таки с помощью ресничек, съедобная смесь транспортируется к ротовым лопастям, где происходит окончательная сортировка частиц, после чего они направляются ко рту и заглатываются.

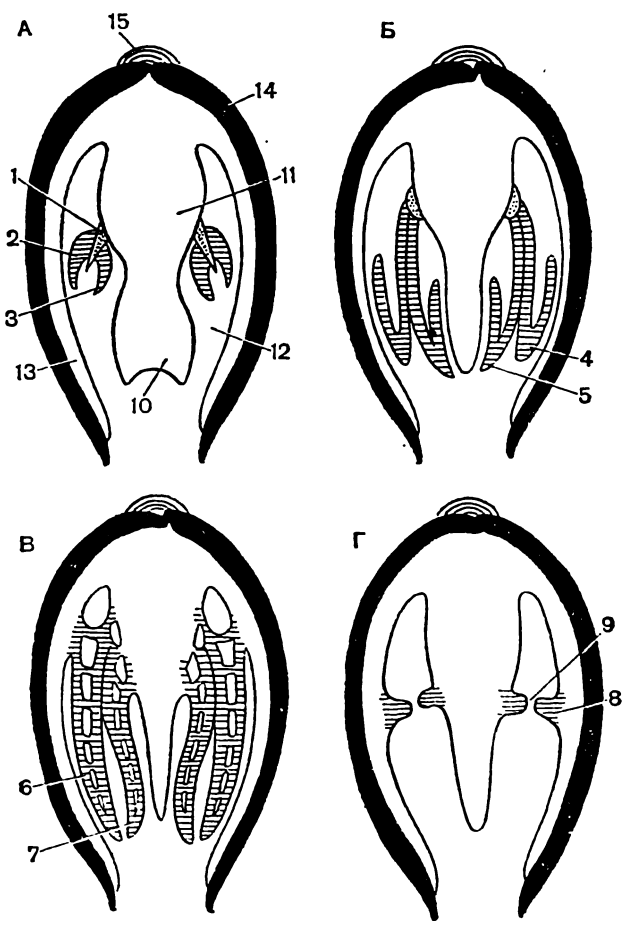
Несмотря на такой строгий двухступенчатый отбор, в желудках двустворчатых моллюсков обычно обнаруживаются песчинки. Они играют ту же роль, что и мелкие камешки в зобу куриных птиц, которые их специально заглатывают: они способствуют перетиранию и измельчению пищевого комка. Те частицы, которые были отсортированы как неподходящие для питания, попадают в мантийную полость и удаляются с выводным током в виде так называемых псевдофекалий.

Как мы уже выяснили, представители надотряда первичножаберных (ореховидки, нукуланы, портландии, батиспинулы и др.) имеют наиболее просто устроенные двоякоперистые жабры — ктенидии. Ротовые лопасти развиты очень сильно; каждая из них состоит из двух листков и снабжена длинным придатком, очень подвижным и сократимым. Когда животное активно, эти придатки высовываются между створками в заднебрюшной части и собирают со дна органические частицы (детрит). По брюшной, или внутренней, стороне придатков проходит борозда — канал для транспортировки собранного материала. Далее этот материал попадает в узкое щелевидное пространство между листками ротовой лопасти. Обращенные одна к другой поверхности листков снабжены четко выраженными поперечными складками, на которых и происходит сортировка поступающего детрита. Ктенидии же служат только для дыхания.

Эффективность фильтрующего и сортирующего аппаратов двустворчатых моллюсков очень высока. Так, мидии способны отфильтровывать частицы размером от 40 до 1,5 мкм. Однако более тяжелые, чем органические, минеральные частицы, даже размером 4—5 мкм, как правило, в рот не поступают. Из смеси водорослей и пурпурных бактерий мидии извлекают только водоросли.

Рис. 68. Строение жабр трех надотрядов класса двустворчатых моллюсков (схематические поперечные срезы):

А — первичножаберные (Protobranchia); *Б* и *В* — настоящие пластинчатожаберные (Autobranchia); *Г* — перегородчатожаберные (Septibranchia); *1* — ось первичной жабры (ктенидия); *2* — наружный листок ктенидия; *3* — внутренний листок ктенидия; *4* — наружная жаберная нить, состоящая из нисходящего и восходящего колен; *5* — внутренняя жаберная нить и ее нисходящее и восходящее колена; *6* — наружная полужабра; *7* — внутренняя полужабра; *8* — мускулизованная горизонтальная перегородка — жаберная септа; *9* — поры в жаберной септе; *10* — нога; *11* — внутренностный мешок; *12* — мантийная полость; *13* — мантия; *14* — раковина; *15* — лигамент.



Объем воды, который может профильтровать ракушка, зависит от ее размера, но в общем относительно очень велик. Например, обыкновенная устрица средних размеров за 1 ч фильтрует до 10 л воды, мидия (при оптимальной температуре) — до 5 л. Относительная скорость фильтрации у молоди обычно выше, чем у взрослых животных: молодые особи морских гребешков за 1 ч пропускают через мантийную полость 1 л воды на 1 г собственной массы, а крупные экземпляры — только 0,7 л.

Пищеварительная система у двустворчатых моллюсков устроена так. За ротовым отверстием следует короткий пищевод, за которым располагается мешковидный желудок. Сюда открываются протоки пищеварительной железы (печени), а на брюшной стороне выступает конец так называемого кристаллического стебелька. Отходящая от желудка средняя кишка у беззубок образует 1—2 оборота, но у членов других групп число оборотов кишки может достигать 11. Далее кишечник переходит на спинную сторону и, пронизав стенку околосердечной сумки, проходит сквозь желудочек сердца. Пройдя вдоль спинного края над задним аддуктором, он заканчивается анальным отверстием близ внутреннего отверстия выводного сифона. Отрезок пищеварительного тракта между околосердечной сумкой и анальным отверстием именуется прямой или задней кишкой. Кишечный тракт двустворчатых моллюсков лишен мышечных волокон, и передвижение содержимого происходит благодаря выстилающему кишечник ресничному эпителию.

Попав в желудок, проглоченные частицы при помощи специализированных ресничных участков

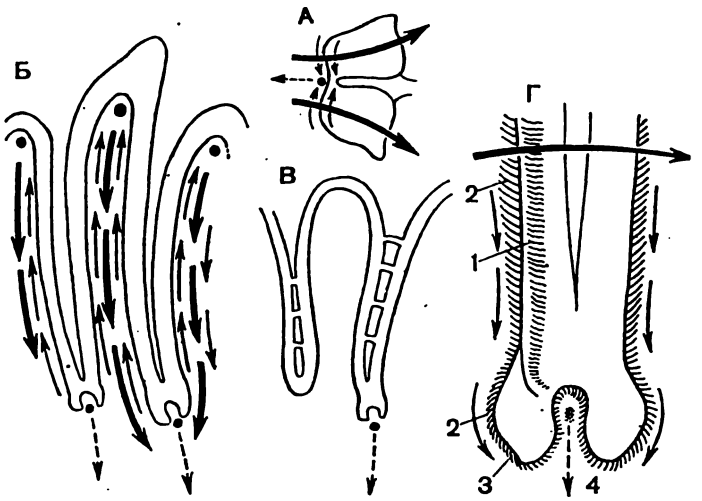
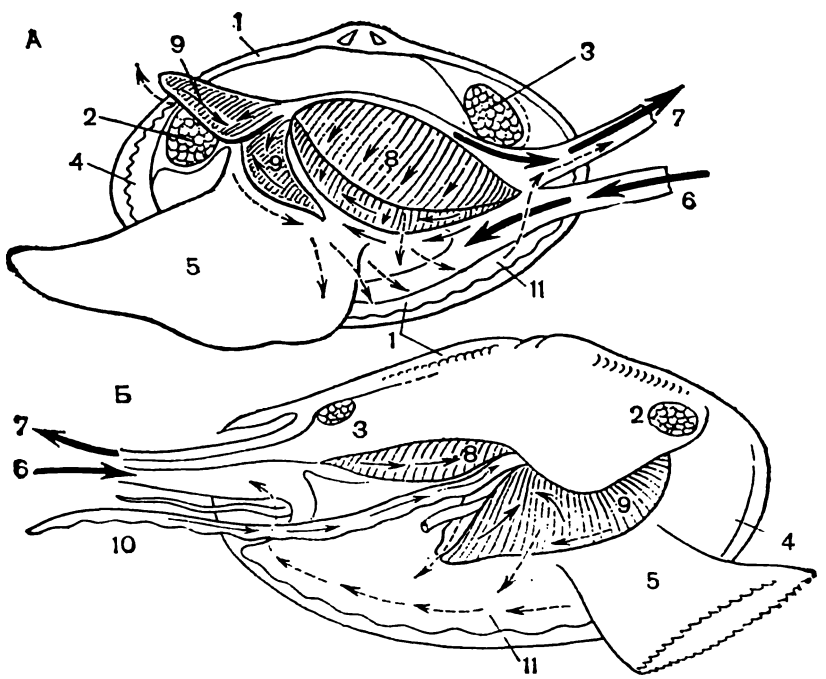


Рис. 69. Токи воды на жабрах двустворчатых моллюсков (схема):

А — ктенидии первичножаберных; *Б* — жабры мидии; *В* — жабры перловицы; *Г* — строение и ресничное вооружение конца жаберной нити мидии; *1* — боковые ряды ресничек; *2* — переднебоковые ряды ресничек; *3* — фронтальные реснички; *4* — пищевой желобок. Стрелками показаны направления токов воды и пищевых частиц; толстыми — направление основных токов воды, входящих в мантийную полость и выходящих из нее; тонкими — фильтрационные и отсортировывающие токи воды на жабрах и ротовых лопастях; пунктирными — пути несъедобных частиц и выносящих их вдоль мантии токов воды.

Рис. 70. Фильтрация воды двустворчатыми моллюсками для их дыхания и питания (схема):

А — настоящие пластинчатожаберные; *Б* — первичножаберные; *1* — раковина; *2* — передний аддуктор; *3* — задний аддуктор; *4* — мантия; *5* — нога; *6* — вводной сифон; *7* — выводной сифон; *8* — жабры; *9* — ротовые лопасти; *10* — придатки ротовых лопастей; *11* — путь псевдофекалий. Обозначение стрелок — как на рис. 69.



рассортировываются на мелкие и крупные. Последние проходят в кишечник, а мелкие собираются у выступающего конца кристаллического стебелька. Он медленно вращается, перемешивая содержимое желудка. Кристаллический стебелек образуется в специализированном отделе пищеварительного тракта и представляет собой стекловидный стержень студенистого вещества, состоящего из белка типа глобулина с адсорбированными в нем ферментами (например, амилазой), которые способствуют перевариванию углеводов (крахмала, гликогена). В слабокислой среде желудка верхний конец кристаллического стебелька постепенно растворяется и ферменты высвобождаются. Обработанные ферментами пищевые частицы поступают из желудка в выросты пищеварительной железы, состоящие из большого числа слепых трубочек — *дивертикулов*. В дивертикулах не вырабатываются какие-либо пищеварительные ферменты, и названная железа есть орган внутриклеточного (а не внеклеточного) переваривания, а также всасывания. Внутриклеточное переваривание осуществляется в основном фагоцитирующими клетками — *амебоцитами*. Они во множестве встречаются не только в дивертикулах печени, но также и в желудке и средней кишке.

Уникальный случай наблюдается у видов семейства солемиид из надотряда первичножаберных. В пределах этого семейства прослеживаются стадии постепенной редукции пищеварительного аппарата вплоть до полного его исчезновения. Это не такие уж маленькие животные (длина раковины до 5 см), обитающие большей частью на небольших глубинах и на мягких грунтах. Они делают в грунте U-образные норки, в которых и находятся почти постоянно. В противоположность большинству первичножаберных, их жабры очень сильно развиты, занимают большую площадь и большой объем. Существует предположение, что жабры солемиид способны адсорбировать из морской воды свободные растворенные аминокислоты, за счет которых моллюски питаются; с этим и связано исчезновение у них пищеварительного тракта.

У всех двустворчатых моллюсков кровеносная система незамкнутая: их кровь — гемолимфа — циркулирует не только в кровеносных сосудах, но и в пространствах между органами, а также в соединительной ткани по системе синусов и лакун, лишенных собственных стенок. По сосудам течет преимущественно артериальная кровь, а венозная система имеет в целом лакунарный характер.

Циркуляция крови обеспечивается сокращениями сердца и, частично, мускулатуры тела. Сердце у беззубки состоит из желудочка и пары предсердий и лежит в перикардиальной полости (околосердечной сумке), расположенной на спинной стороне тела. Перикардий (остаток вторичной полости тела) представляет собой удлиненный тонкостенный мешочек, наполненный гемолимфой. Желудочек обладает мощными мышечными стенками и имеет вид мешка конической или грушевидной формы, обращенного широким концом назад. Предсердия тонкостенны, полупрозрачны и имеют обычно треугольную форму, открываясь вершиной в желудочек. На границе предсердий и желудочка имеются небольшие полулунные складки — клапаны, пропускающие кровь только в одном направлении — из предсердий в желудочек.

Желудочек, как мы уже знаем, пронизан задней кишкой, но полость его полностью замкнута и отделена от кишки собственной стенкой. Из желудочка кровь направляется к заднему концу тела через заднюю аорту, а к переднему концу — через переднюю аорту. Обе аорты разделяются далее на артерии, снабжающие кровью все органы животного. Из артериальных сосудов гемолимфа попадает в систему лакун, отдает тканям кислород и питательные вещества и собирается по синусам и лакунам в большой венозный синус, лежащий между почками. Пройдя отсюда через венозную систему почек, кровь вливается в парные приносящие жаберные артерии, идущие вдоль основания каждой жабры. Из них венозная кровь по приносящим жаберным сосудам растекается по капиллярам жабр. Окисленная в жабрах кровь по выносящим сосудам вливается в жаберные вены, а оттуда — в предсердия. Сюда же поступает и та часть крови, которая, минуя жабры и почки, окислилась в капиллярах мантийных складок и по мантийным венам поступила в наружные жаберные вены (рис. 67). Мантия, обладая сильно разветвленной сетью кровеносных сосудов, также принимает участие в газообмене.

Тот странный факт, что у большинства двустворчатых моллюсков желудочек сердца пронизан прямой кишкой, объясняется особенностями их эмбрионального развития и связан с характером эволюции класса в целом. У некоторых низших представителей класса имеются не только два предсердия, но и два желудочка, лежащих справа и слева от кишки (например, у арок); у других непарный желудочек лежит над кишкой (ореховидки, аномии, лимы); у третьих он лежит книзу от кишки (устрицы, некоторые жемчужницы). Эти факты говорят о том, что взаимное расположение кишки и сердца в ходе эволюции класса менялось, и, главное, о том, что первоначально у двустворчатых моллюсков было два желудочка, которые затем слились (как у беззубки) и охватывают кишку.

Частота сокращений сердца у ракушек невелика: от 15 до 30 ударов в 1 мин, что связано с малоподвижным образом жизни. Для сравнения можно указать, что у самых подвижных и активных представителей типа моллюсков — головоногих — ча-

стота сокращений сердца составляет до 80 ударов в 1 мин.

Кровь двустворчатых моллюсков выполняет все функции, которые она выполняет и у других животных (снабжение тканей кислородом и питательными веществами, удаление продуктов азотистого обмена и углекислого газа, поддержание ионного состава и осмотического давления); однако у двустворчатых, как и у других моллюсков, ей принадлежит и другая очень важная роль. Дело в том, что ракушки не имеют твердого внутреннего скелета, и кровь частично восполняет этот «недостаток», играя роль гидроскелета. Любой мускул для нормальной деятельности нуждается в наличии не менее чем двух точек прикрепления, и простое расслабление мускулатуры неспособно, например, обеспечить выдвижение (удлинение) ноги или сифонов. Жидкость, как известно, практически несжимаема; нагнетание крови в рыхлую ткань органов и вызывает их вытягивание. От степени наполнения кровью стенок сифонов зависит не только степень их удлинения, но и их способность к сложным движениям. При движении моллюска мышцы ноги расслабляются, кровь поступает по сосудам в ткани этого органа — он удлиняется. Сокращение мускулатуры ноги «выжимает» кровь в другие органы — нога сокращается.

Некоторые ракушки способны закапываться очень быстро. При этом нога сначала погружается в грунт и кровь втекает в нее, расширяя конец ноги (если подошва плоская, ползательная, то ее края принимают горизонтальное положение, заякоривая ногу в грунте). Далее резко сокращаются мышцы, втягивающие ногу, а поскольку ее конец фиксирован в грунте, то не нога втягивается, а, наоборот, раковина вжимается переднебрюшным краем в грунт. Повторение таких движений ведет к быстрому погружению моллюска в рыхлый или мягкий грунт.

Нагнетание необходимой для набухания ноги крови и ее отток регулируется мышечным аппаратом и так называемым к е б е р о в ы м о р г а н о м, который представляет собой железистое утолщение передней части и переднебоковых сторон околосердечной сумки.

Как и все животные с незамкнутой кровеносной системой, ракушки имеют относительно большой объем крови: до 60% объема тела.

В гемолимфе двустворчатых моллюсков довольно много форменных элементов, среди которых есть и эритроциты. В качестве дыхательного пигмента может присутствовать гемоглобин, тогда кровь красная. Но гораздо чаще дыхательный пигмент представлен гемоцианином, в котором ионы железа заменены ионами меди, и в этом случае кровь имеет голубоватый цвет.

Виды, живущие в пересыхающих водоемах, на морском берегу в зоне заплеска или на литорали и в других подобных местах, часто могут долгое время жить при очень малом содержании кислорода в воде или даже при его отсутствии. Так, песчаная ракушка мия способна жить в бескислородных условиях при 14 °С до 8 дней, а при 0 °С даже несколько недель. Обмен веществ в такие периоды анаэробиоза резко снижается; при этом моллюски могут получать кислород путем интрамолекулярного дыхания — гликолитического расщепления углеводов и жиров. Во время отлива, например, ракушки закрывают створки, небольшое количество кислорода, остающееся в воде, заполняющей мантийную полость, быстро поглощается, и до следующего прилива моллюски живут за счет интрамолекулярного дыхания. При следующем приливе, когда животные вновь переходят к нормальному дыханию, интенсивность потребления кислорода вначале резко повышается, а затем входит в норму.

Органами выделения у двустворчатых моллюсков служат почки, которые именуются также боянусовыми органами, их внутренние концы открываются в перикардий, а наружные—в мантийную полость. У беззубки почки имеют вид пары изогнутых трубчатых мешочков черного цвета. Один конец почки с железистыми стенками представляет собой выделительный отдел, а другой конец, имеющий вид пузырька, играет роль накопительной камеры, где собираются продукты обмена веществ, подлежащие удалению. Выделительную функцию выполняет и кеберов орган, в котором также накапливаются продукты обмена, затем они поступают в перикардий, а оттуда выводятся почками (вспомним, что кеберов орган одновременно выполняет роль регулятора гидростатического давления крови).

Из-за отсутствия головы и малоподвижного образа жизни нервная система двустворчатых моллюсков слабо концентрирована и вообще развита довольно плохо. У беззубки, например, имеется всего три пары нервных узлов — ганглиев. Пара головных, или церебральных, ганглиев располагается над ртом и немного позади него; вторая пара — ножные, или педальные, ганглии — в тканях ноги; третья пара — внутренностные, или висцеральные, ганглии — позади заднего аддуктора. Между первой и второй, а также между первой и третьей парами проходит по паре нервных стволов — коннектив, а каждый ганглий соединен с парным ему ганглием поперечными нервными перемычками — комиссурами.

Органы зрения — глаза традиционно связывают с наличием головы. Раз нет головы, значит как будто не должно быть и глаз. Тем не менее у многих ракушек глаза есть, хотя располагаются они в самых неожиданных местах: на крае мантии, в основании сифонов и даже на жабрах (жаберные глаза арок, аномий). Эти фоторецепторы могут представлять собой просто скопления пигменти-

рованных фоточувствительных клеток, но могут достигать и большой степени сложности, с хрусталиком и сетчаткой, например мантийные глаза гребешков или тридакн. Глаза могут быть многочисленными (у гребешков — до 100) или локализоваться на небольшом участке и в малом числе.

Пространственная ориентация моллюсков зависит от деятельности органов равновесия — статоцистов. Они расположены у беззубки близ ножных ганглиев, у некоторых других видов на спинной стороне тела. Статоцист — это впячивание чувствительного ресничного эпителия, замкнутое или сообщающееся с внешней средой (в последнем случае орган равновесия иногда называют статокриптом). Внутри статоциста имеется твердое минеральное зерно (статолит) или мелкие песчинки (статоконии). Естественно, лучше всего развиты органы равновесия у тех моллюсков, которые ведут подвижный образ жизни. Статолит или статоконии давят на определенные участки эпителия, посылая тем самым в центральную нервную систему сигналы о том, «правильно» ли ориентирован моллюск. Если животное занимает неестественное для него положение, импульс от чувствительного эпителия статоциста приводит в действие мышечный аппарат — и ракушка с помощью ноги добивается правильной ориентации тела в пространстве.

Органы химического чувства — осфрадии чаще всего представлены мелкими парными пигментированными и хорошо иннервируемыми группами чувствительных клеток. Они могут располагаться в различных местах — на ноге, в области жабр, сифонов, задней кишки. В задней части мантии часто заметны утолщения краевой складки — сенсорные клапаны, принимающие участие в контроле качества воды, поступающей в мантийную полость. Такой контроль нужен не только для того, чтобы предотвратить попадание к жабрам недоброкачественной воды: если в аквариум, где сидят активнофильтрующие ракушки, добавить суспензию, содержащую зрелые яйца или спермии этого же вида, скорость фильтрации резко падает.

Большинство двустворчатых моллюсков раздельнополы; есть среди них и гермафродиты. Некоторые виды, в частности беззубка, будучи раздельнополыми, способны переходить к гермафродитизму: в небольших изолированных водоемах могут встречаться отдельные обоеполые особи и целые поколения гермафродитов. В этом случае во избежание самооплодотворения сначала формируются мужские половые клетки — сперматозоиды, а затем женские — яйцеклетки. Парные, сильно рассеченные половые железы (гонады) залегают в спинной части ноги и выше — среди долек пищеварительной железы и петель кишечника. Выводные отверстия гонад открываются в мантийную полость рядом с почечными отверстиями. Лишь у самых примитивных форм протоки половых желез и почек открываются общим отверстием. Самцы от самок чаще всего внешне не отличаются, но иногда (например, у некоторых крупных пресноводных моллюсков) половой диморфизм выражен, и подчас настолько сильно, что самцов и самок одного вида описывали как разные виды.

Нерест и развитие молоди у разных видов происходят по-разному. Почти все морские формы, обитающие на мелководьях, выметывают яйца непосредственно в воду, где и происходит оплодотворение. Встречаются виды, у которых яйца остаются на жабрах материнской особи, сперматозоиды попадают в мантийную полость самки с током воды и оплодотворение происходит в организме самки, где и протекают первые стадии развития молоди (так называемая жаберная беременность).

Если половые продукты выметываются в воду, они находятся во взвешенном состоянии, реже склеиваются в комки или прикрепляются к раковинам, камням, водорослям.

Оплодотворенные яйца, пройдя стадии дробления спирального типа, превращаются в личинку, сходную с трохофорой многощетинковых червей (полихет). Однако в ходе эмбрионального развития ракушек почти не выражен процесс сегментации, столь характерный для полихет. У личинок двустворчатых моллюсков имеется зачаток ноги и первичная раковина (продиссоконх), которая вначале закладывается в виде одной пластинки, расположенной на спинной стороне личинки. После ряда превращений трохофора, у которой формируются парус (велум) — ресничный теменной диск, двустворчатая раковина и зачатки других органов, превращается в велигер (рис. 71). Наличие свободноплавающих личинок — трохофоры и велигера — представляет собой важную стадию в жизни моллюска, так как обеспечивает возможность расселения; вспомним, что взрослые ракушки ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Вместе с тем личиночные стадии очень чувствительны к неблагоприятным условиям, и лишь высокая плодовитость двустворчатых моллюсков компенсирует высокую смертность их личинок.

Стадия плавающей личинки у ряда морских холодноводных и, вероятно, у большинства глубоководных видов очень короткая или даже совсем утрачена. В последнем случае число яиц очень невелико, но зато они большого размера и снабжены большим количеством питательных веществ. Это несколько ограничивает расселительные возможности, но зато позволяет молоди развиваться вне зависимости от наличия пищи в окружающей среде. Кроме того, на формирование меньшего числа яиц идет и меньше энергии.

Утрачена пелагическая личинка и у большинства пресноводных ракушек, в частности у беззубки. Яйца развиваются в жабрах материнской осо-

би, занимая специализированные выводковые камеры (марзупии). Личинка у беззубок выглядит своеобразно и ведет не менее своеобразный образ жизни. Вполне сформированная личинка (глохидий) имеет двустворчатую, широко раскрывающуюся раковину, снабженную на каждой створке длинным острым зубом, направленным перпендикулярно плоскости смыкания створок. Раковина напоминает широко раскрытый рот с двумя зубами — по одному на каждой челюсти (рис. 72). Когда мимо самки с созревшими глохидиями проплывает рыба, беззубка резкой струей воды выбрасывает глохидиев наружу. Личинки, прикоснувшись к жабрам или плавникам рыбы, резко захлопывают створки и «вцепляются» в хозяина. Реагируя на постоянное раздражение, ткани рыбы в этом месте разрастаются, образуют опухоль, которая полностью обрастает личинку. С этого момента глохидий начинает питаться за счет рыбы, т. е. становится паразитом. Этот период продолжается несколько недель (до двух месяцев), после чего стенки опухоли разрываются и молодой вполне сформированный моллюск падает на дно и переходит к самостоятельной жизни.

Для того чтобы глубже понять особенности класса двустворчатых моллюсков, надо попытаться представить себе, как эти особенности могли возникнуть.

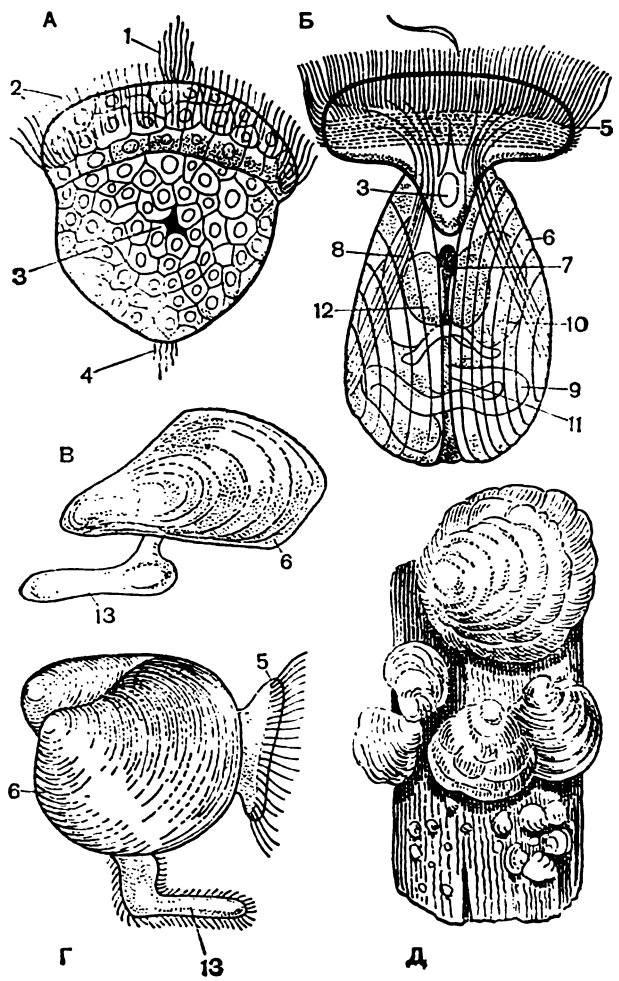
Несомненно, что раковина — это орган, сыгравший едва ли не основную роль в становлении типа моллюсков; с некоторыми оговорками можно сказать, что раковина создала моллюска. Несомненно также, что двустворчатая раковина первоначально возникла от цельной уплощенной или колпачковидной раковины каких-то архаичных форм (вспомним, что у личинок раковина закладывается как непарная пластинка). Толчком к появлению двустворчатой раковины был переход от жизни на поверхности камней к жизни на мягком грунте; а ведь мягкий органический грунт не изначален: он появился только после того, как появились организмы, создавшие его. Самые первые моллюски, вероятно, возникли тогда, когда органический мягкий ил был развит в водоемах еще очень слабо. Если животному, обитающему на твердой поверхности, достаточно для защиты прикрыться сверху раковиной, то при жизни на мягких илах необходимо прикрыть тело не только сверху, но и с боков. Первичная уплощенная раковина согнулась вдоль и разделилась затем на две створки, связанные на спине органической частью. Поперечная мышечная лента превращается в передний аддуктор, смыкающий створки.

Эти гипотетичные «протодвустворки» должны были отличаться от современных двустворчатых не менее чем тремя особенностями организации. Во-первых, они имели голову со всем сопутствующим аппаратом (ибо у предковых форм голова, безусловно, имелась). Во-вторых, они обладали не двумя, а одним аддуктором. В третьих, спинной край их раковины был прямым и лишенным макушек (как у личиночных раковин современных форм).

Такой способ защиты тела, какой имеется у двустворчатых моллюсков, конечно, очень эффективен: при сомкнутых створках животное защищено со всех сторон, и чтобы его съесть, хищнику приходится есть его вместе с раковиной, что под силу далеко не каждому. Однако за столь эффективную защиту ракушкам пришлось платить высокую цену: они поплатились головой в самом прямом смысле слова. Для компенсации утраты головы вместе с органами захвата пищи появилась необходимость возникновения другого аппарата для той же цели. Таким аппаратом стали ротовые лопасти, нередко снабженные придатками. Исчезновение головы и появление ротовых лопастей и

Рис. 71. Свободноживущие личиночные стадии двустворчатых моллюсков:

А — личинка-трохофора; *Б* — личинка-велигер; *В* — осевшая ползающая личинка дрейссены; *Г* — осевшая ползающая личинка устрицы; *Д* — молодые устрицы, приросшие створкой к субстрату; *1* — теменной пучок ресничек; *2* — прототрох — венчик ресничек; *3* — рот; *4* — задний пучок ресничек; *5* — парус (велум); *6* — раковина; *7* — вход в мантийную полость; *8* — ретракторы прототроха; *9* — кишечник; *10* — печень; *11* — анальное отверстие; *12* — педальный ганглий; *13* — нога.



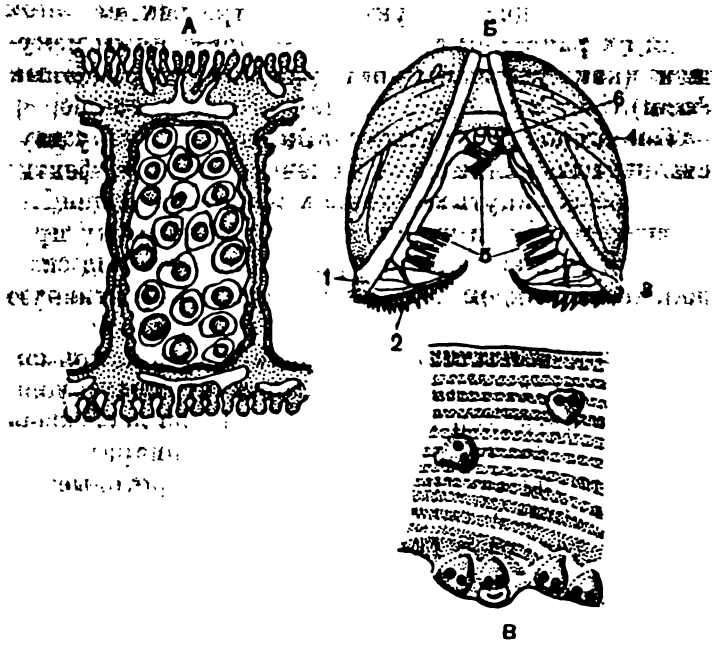


Рис. 72. Развитие беззубки:
А — разрез через подужабру, заполненную зародышами; *Б* — личинка глохидий с полураскрытыми створками, вид спереди; *В* — глохидии, паразитирующие в тканях рыбы; *1* — раковина; *2* — краевой зуб с зубчиками по краю; *3* — замыкательная клетка краевого зуба; *4* — аддукторы; *5* — пучки чувствительных волосков; *6* — личиночная биссусная железа.

привели в конечном счете к преобразованию животных, результатом которого стали двустворчатые моллюски современного типа.

Выше говорилось, что ракушки сформировались в то время, когда появились мягкие илистые грунты. Первые палеонтологические находки датируются кембрийским периодом. В раннекембрийских отложениях найден двустворчатый моллюск *фордилла* (Fordilla); в слоях среднего и позднего кембрия найдены представители четырех родов, т. е. уже в то время (более 500 млн. лет назад) фауна двустворчатых была достаточно разнообразной. Следовательно, класс сформировался еще в докембрии. Некоторые группы (митилиды, кардииды) наибольшего разнообразия достигли к триасу — юре, разнообразие других (унионид) в течение мезозоя то увеличивалось, то уменьшалось, но в целом можно говорить о том, что начиная с кембрия многообразие двустворчатых моллюсков увеличивалось и в настоящее время это обширная и процветающая группа животных.

В разное время было предложено много вариантов систематической структуры класса. В качестве основополагающих (диагностических) признаков использовали замковые зубы, число аддукторов, строение ноги и жабр. В настоящий момент наиболее обоснованной выглядит система, согласно которой класс делится на три большие группы — надотряды: *первичножаберные* (Protobranchia), *настоящие пластинчатожаберные* (Autobranchia) и *перегородчатожаберные* (Septibranchia).

НАДОТРЯД ПЕРВИЧНОЖАБЕРНЫЕ (PROTOBRANCHIA)

К этой группе относятся моллюски, имеющие ряд примитивных черт строения, в частности замок, исходно состоящий из одинаковых пластинок, почти параллельных замковому краю. У большинства современных первичножаберных этот замок преобразуется в комплекс остроконечных зубов, имеющих в поперечном сечении форму «птички». Жабры первичножаберных имеют большей частью вид стерженьков, усаженных двумя противолежащими рядами округлых или треугольных листков. Нога с расширенной плоской ползательной подошвой, края которой обычно фестончато изрезаны. При втягивании в раковину подошва складывается вдоль по средней линии. Почки и половые железы открываются в мантийную полость единой порой. Ротовые лопасти, за редким исключением (небольшой отряд солемиид), очень хорошо развиты, состоят из пары сложенных вместе листков и длинного придатка, с помощью которого моллюск собирает детрит, высовывая его через заднебрюшной отдел раковины. Поскольку эти моллюски — собиратели детрита, они не могут быть прикрепленными и должны время от времени менять место.

Распространены представители надотряда в Мировом океане повсеместно; в морях СССР они также встречаются везде, кроме Каспийского, Азовского и Аральского. Они живут практически на всех глубинах — почти от уреза воды до глубины свыше 8 км. В абиссали и ультраабиссали это одна из основных групп двустворчатых моллюсков.

В состав надотряда входят два отряда, не менее 10 надсемейств и несколько сотен видов.

Наиболее обычные и известные первичножаберные это *ореховидки* (Nucula) из семейства *нукулид* (Nuculidae), *нукуланы* (Nuculana) из семейства *нукуланид* (Nuculanidae) и *маллеции* (Malletia) из семейства *маллециид* (Malletiidae). Многие виды, особенно в северных и дальневосточных морях, образуют местами очень плотные скопления, в том числе и в глубоководном Курило-Камчатском желобе.

Тонкая ореховидка (Leionucula tenuis) — одна из обычнейших форм морей северного полушария, где встречается до глубин 150 м, а в северных частях Атлантического и Тихого океанов опускается на значительно бóльшие глубины — до 1 км. Как и у других ореховидок, ее раковина изнутри имеет красивый, хорошо развитый перламутровый слой, а если посмотреть на одну из створок со спинной стороны, бросается в глаза множество длинных острых замковых зубов, напоминающих зубья расчески (рис. 73). Тонкая ореховидка массами встречается в прибрежной зоне, где обитает

в самом поверхностном слое мягкого илистого грунта, поскольку не имеет сифонов и неспособна глубоко закапываться. Местами (например в Чукотском море) ее плотность достигает 4000 экземпляров на 1 м², при биомассе около 700 г на 1 м². Понятно, что этот вид играет большую роль в питании придонных промысловых рыб, таких, как минтай, треска, камбала.

У некоторых ореховидок наблюдается своеобразная форма заботы о потомстве. Маленькая (длиной 4 мм) *дельфинозубая ореховидка* (Nucula delphinodonta), обитающая на литорали в заливе Мэн, выделяет сумку, состоящую из кожистого материала и сообщающуюся с мантийной полостью. В сумке содержится от 20 до 70 довольно крупных яиц, покрытых прозрачной оболочкой. Все этапы эмбрионального развития яиц протекают внутри сумки в течение 3—4 недель, после чего на свет появляются уже вполне сформированные молодые моллюски.

Среди нукуланид обычны и многочисленны в морях северного полушария виды рода *йольдий* (Yoldia). У настоящих йольдий поверхность раковины почти гладкая (табл. 13), а у членов подрода Cnesterium она украшена редко встречающейся скульптурой в виде тонких косых линий, не параллельных краю створок. Самые большие нукуланиды — виды рода *мегайольдий* (Megayoldia), длина раковины которых достигает 7 мм; задний конец раковины сильно расширен и притуплен (табл. 13).

Для нукуланид характерно наличие пары сросшихся сифонов, открытых на нижней (брюшной) стороне; однако открыты они, образно говоря, лишь формально: края брюшной щели снабжены многочисленными выростами и длинными ресничками (внешне эта картина напоминает застежку «молния»), поэтому края сифонов способны в случае необходимости плотно смыкаться и превращать сифон в замкнутую трубку. Вероятно, это один из способов регуляции интенсивности поступающего в мантийную полость тока воды. У всех нукуланид хорошо развиты нога и ротовые лопасти с длинными придатками. При таком вооружении они легко закапываются в мягкий илистый грунт, выставляя на поверхность лишь удлиненный задний конец раковины с сифонами, под которыми видны придатки ротовых лопастей, собирающие детрит с поверхности грунта. Некоторые формы собирают пищевые частицы и с собственных жабр и в мантийной полости.

Арктический род *портландий* (Portlandia) включает всего два вида: очень изменчивую по форме раковины и экологии *арктическую портландию* (P. arctica), образующую в северных морях несколько подвидов, и менее изменчивую *эстуарную портландию* (P. aestuariorum). Арктическая портландия играла большую роль в донных биоценозах северных морей прошлых геоло-

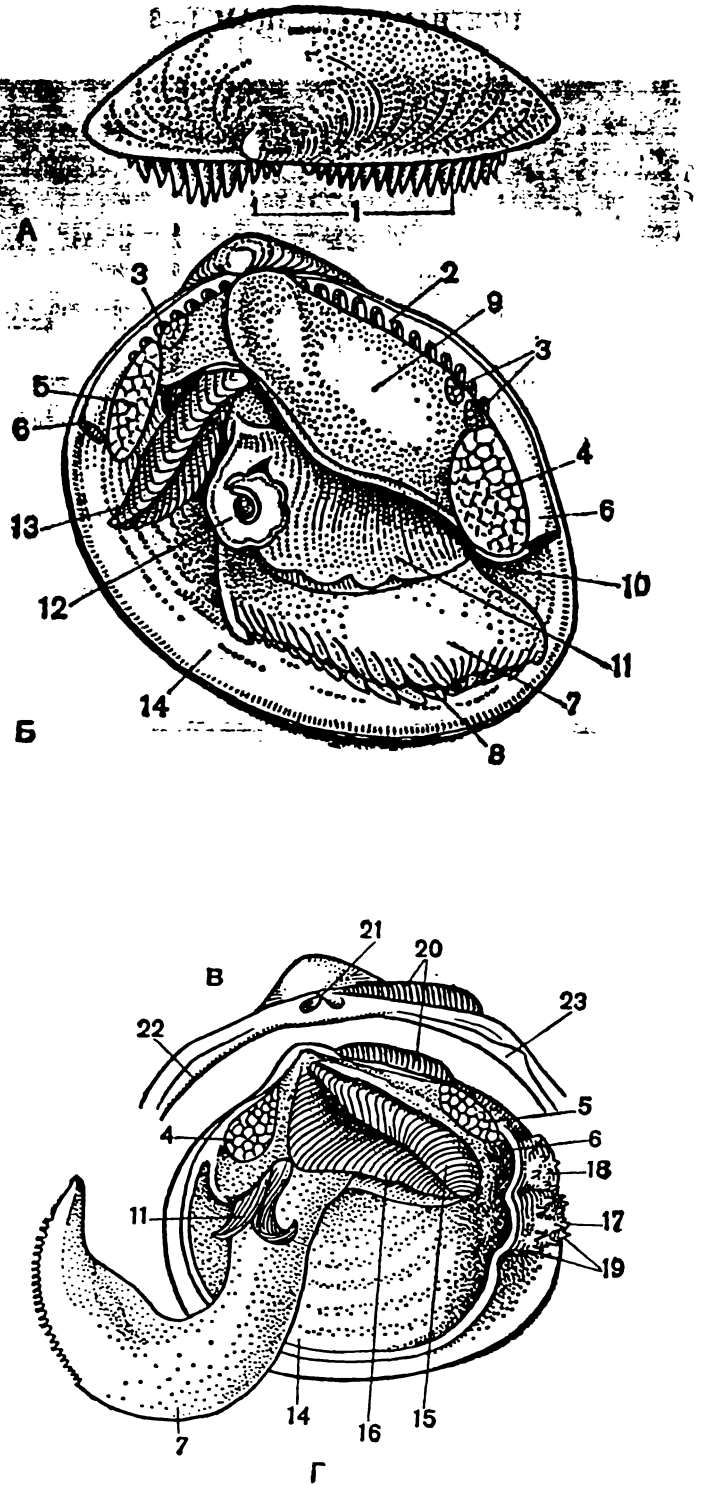


Рис. 73. Строение тонкой ореховидки (Leionucula tenuis, надотряд первичножаберных — *А*, *Б*) и гренландской сердцевидки серрипеса (Serripes groenlandicus, надотряд настоящих пластинчатожаберных — *В*, *Г*):

А — правая створка со спинной стороны; *Б* — вид тела, правая створка удалена; *В* — строение замка правой створки; *Г* — вид тела, левая створка удалена; *1* — гребенчатые замковые зубы; *2* — выросты края мантии между зубами; *3* — педальные мускулы; *4* — передний аддуктор; *5* — задний аддуктор; *6* — участок правого листка мантии; *7* — нога; *8* — подошва ноги; *9* — внутренностный мешок; *10* — рот; *11* — ротовая лопасть; *12* — придаток ротовой лопасти; *13* — правый ктенидий; *14* — левый листок мантии; *15* — левая наружная полужабра; *16* — левая внутренняя полужабра; *17* — вводной сифон; *18* — выводной (анальный) сифон; *19* — чувствительные выросты; *20* — лигамент; *21* — кардинальные зубы; *22* — передний латеральный зуб; *23* — задний латеральный зуб.

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 1—8

Таблица 1. Панцирные (1—12) и бороздчатобрюхие (13—14) моллюски:

1 — Placiphorella stimpsoni;
2 — Ischnochiton hasodadensis;
3 — Lepidochitona aleuticus;
4 — Tonicella granulata;
5 — Mopalia middendorffii;
6 — M. schrenkii;
7 — Acanthochitona rubrolineatus;
8 — Placiphorella uschacovi;
9 — Cryptochiton stelleri;
10 — Tonicella marmorea;
11 — Cryptoplax japonica;
12 — Mopalia seta;
13 — Nematomenia flavens;
14 — Echinomenia corallophila.

Таблица 2. Брюхоногие моллюски:

1 — Diodora graeca;
2 — Collisella cassis;
3 — пателла Patella granularis;
4 — Testudinalia tessellata;
5 — Margarites sp.;
6 — Perotrocha sp.;
7 — морское ушко (Haliotis tuberculata);
8 — Cypraea caurica;
9 — Trochus niloticus;
10 — Cypraea tigris;
11 — Nerita spinosa;
12 — Delphinula rugosa;
13 — Nucella lapillus;
14 — Charonia tritonis;
15 — Natica vitellus;
16 — Strombus gigas;
17 — Turitella terebra cerea;
18 — Cirsotrema perplexum;
19 — Murex ternispina;
20 — M. scarpio;
21 — M. ramosus;
22 — Distarsio anus;
23 — Geberita hungarica;
24 — Crepidula grandis;
25 — Terebra subulata.

Таблица 3. Брюхоногие моллюски:

1 — Rapana thomasiana;
2 — Phalium strigatum;
3 — Bulla lignaria;
4 — Thatcheria mirabilis;
5 — Busycon contrarium;
6 — Volvo volvo;
7 — Cassis cornuta;
8 — Lambis chiragra;
9 — Strombus aurisdianae;
10 — Harpa ventricosa;
11 — Siliquaria cumingi;
12 — конус мраморный (Conus marmoreus);
13 — конус C. aulicus;
14 — конус C. ebraeus;
15 — Mitra episcopalis;
16 — M. cruentata;
17 — Oliva mustelina;
18 — Melo amphora;
19 — Cancilla praestantissima;
20 — Mitra strictica.

Таблица 4. Брюхоногие моллюски:

1 — трубач Buccinum undatum;
2 — микадотрохус Бейриха (Mikadotrochus beyrichii) (сем. Pleurotomariidae);
3 — цератостома Барнетта (Cerathostoma barnetti);
4 — неверита Neverita sp.

Таблица 5. Брюхоногие моллюски тропического мелководья:

1 — харония-лампа (Charonia lampas);
2 — кораллиофиллы (Coralliophylla violacea), питающиеся мягкими тканями кораллов.

Таблица 6. Моллюски сем. Cypraeidae и сем. Conidae:

1 — ципрея-груша (Cypraea pyrum);
2 — конус географический (Conus geographus);
3 — ципрея тигровая (Cypraea tigris);
4 — ципрея арабская (C. arabica);
5 — конус-омария (Conus omaria);
6 — конус текстильный (C. textile).

Таблица 7. Раковины тропических брюхоногих моллюсков, используемые человеком:

1 — разные ципреи, применявшиеся в прошлом местными жителями в качестве денег, и сувенир — раковина шлема рыжего;
2 — украшение из раковин;
3,4 — культовые предметы, инкрустированные раковинами ципрей.

Таблица 8. Заднежаберные моллюски, имеющие рудиментарную раковину:

1 — плеуробранхус бугорчатый (Pleurobranchus tuberculatus);
2 — умбракулюм средиземноморский (Umbraculum mediterraneum).

Таблица 1. Панцирные и бороздчатобрюхие моллюски

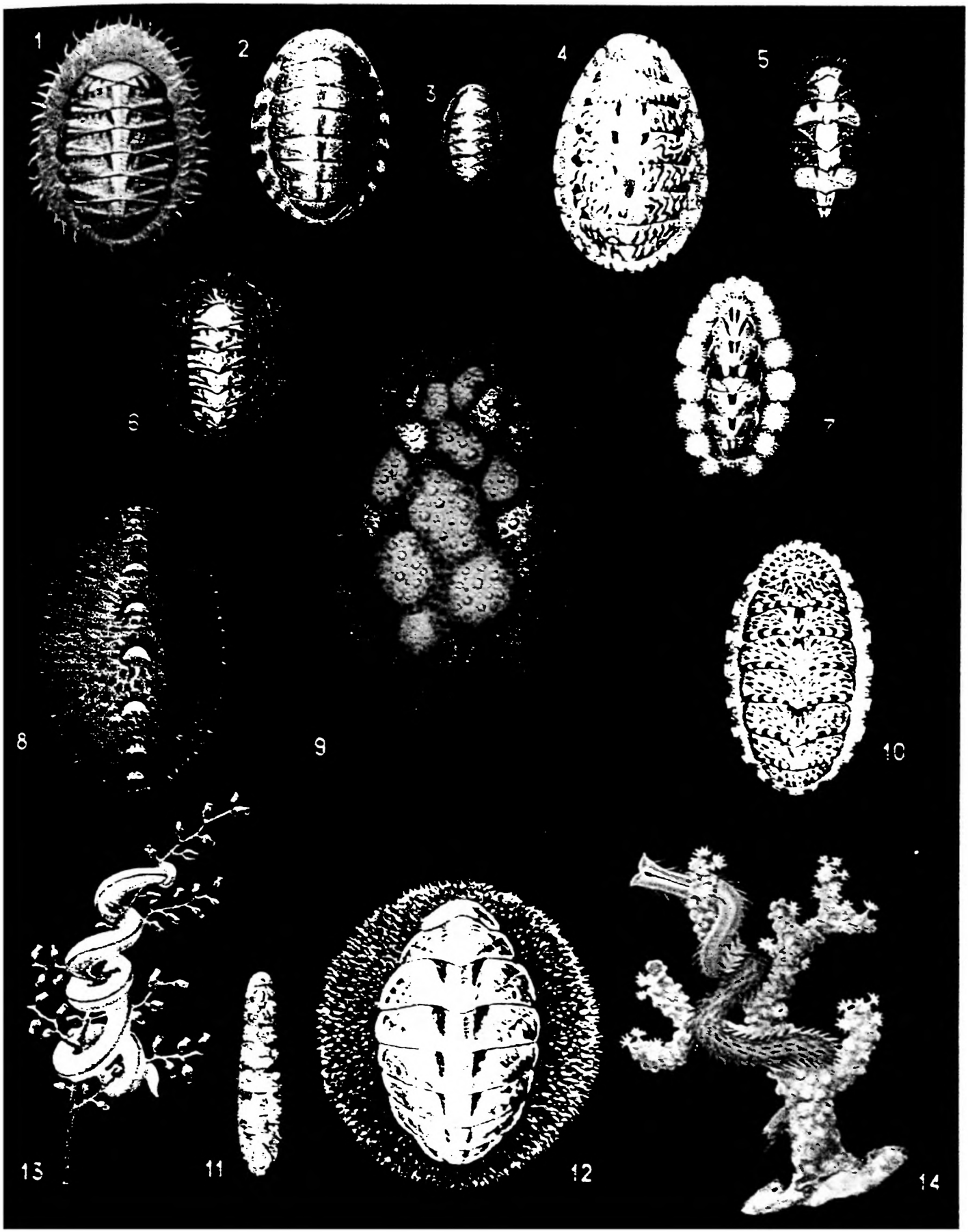


Таблица 2. Брюхоногие моллюски

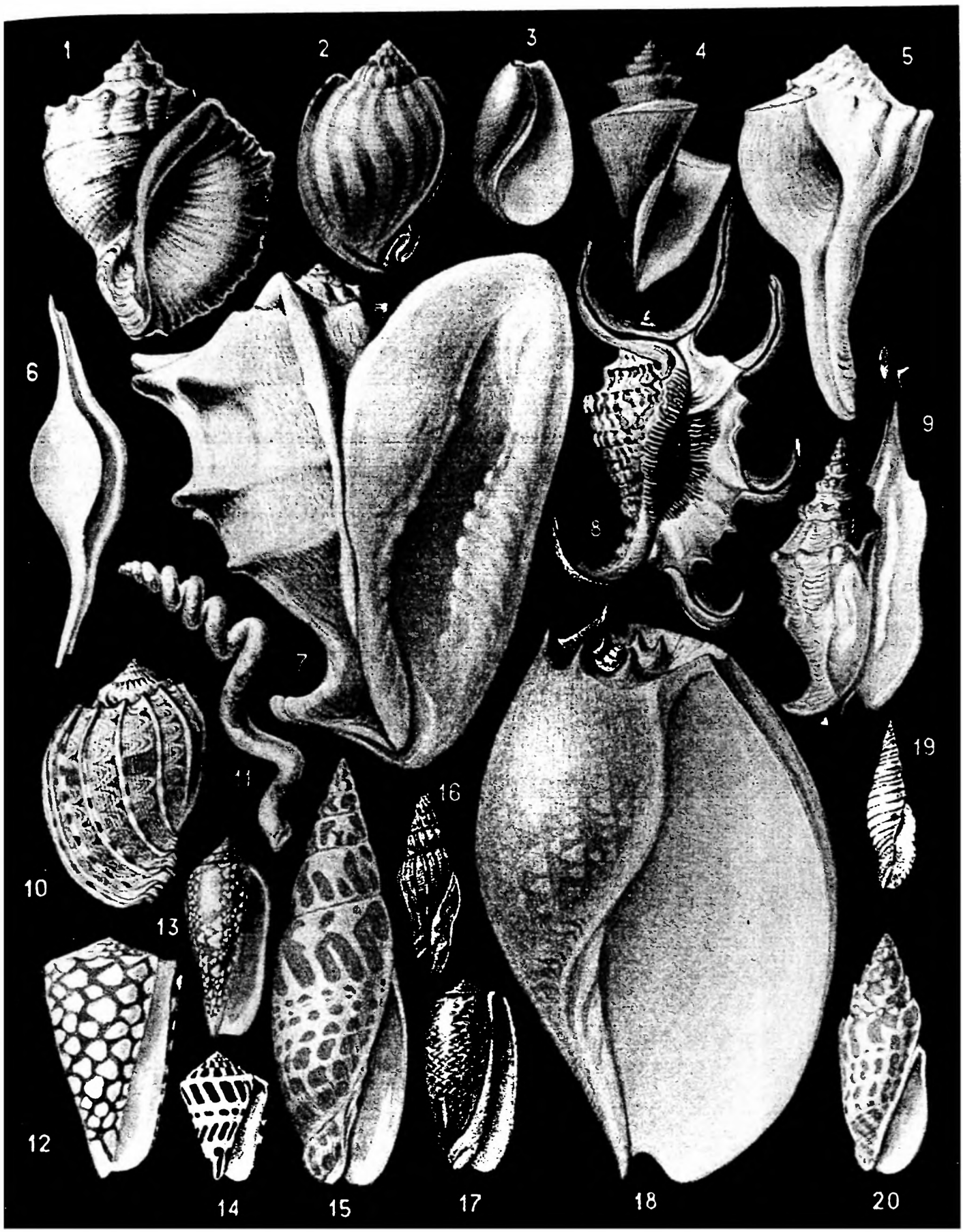
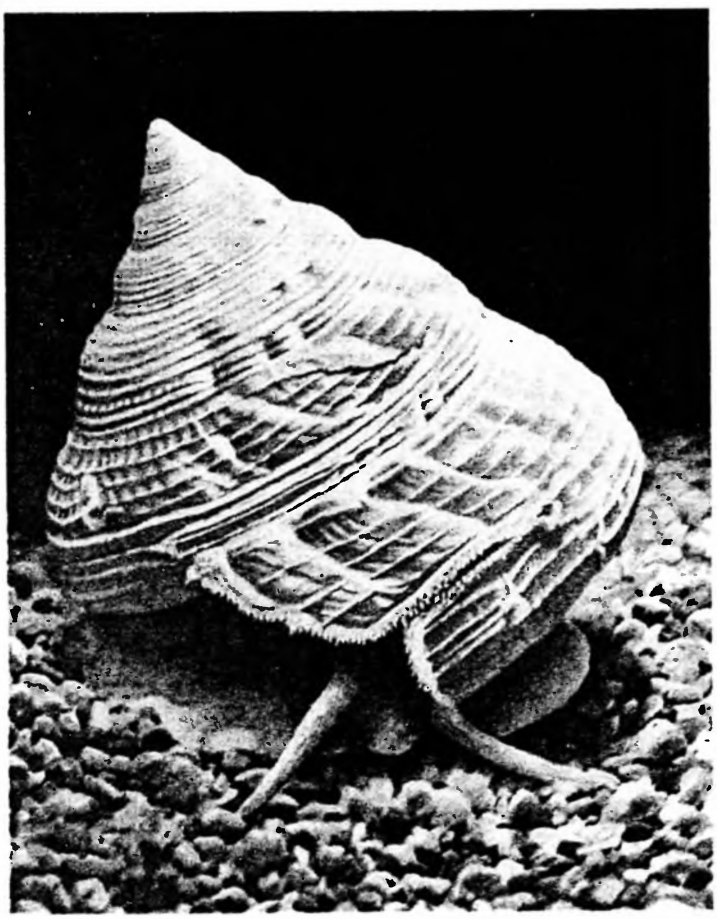

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

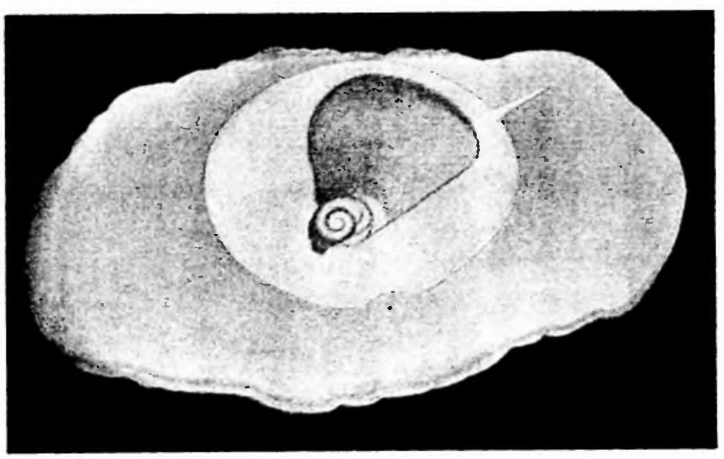
Таблица 4. Брюхоногие моллюски

1



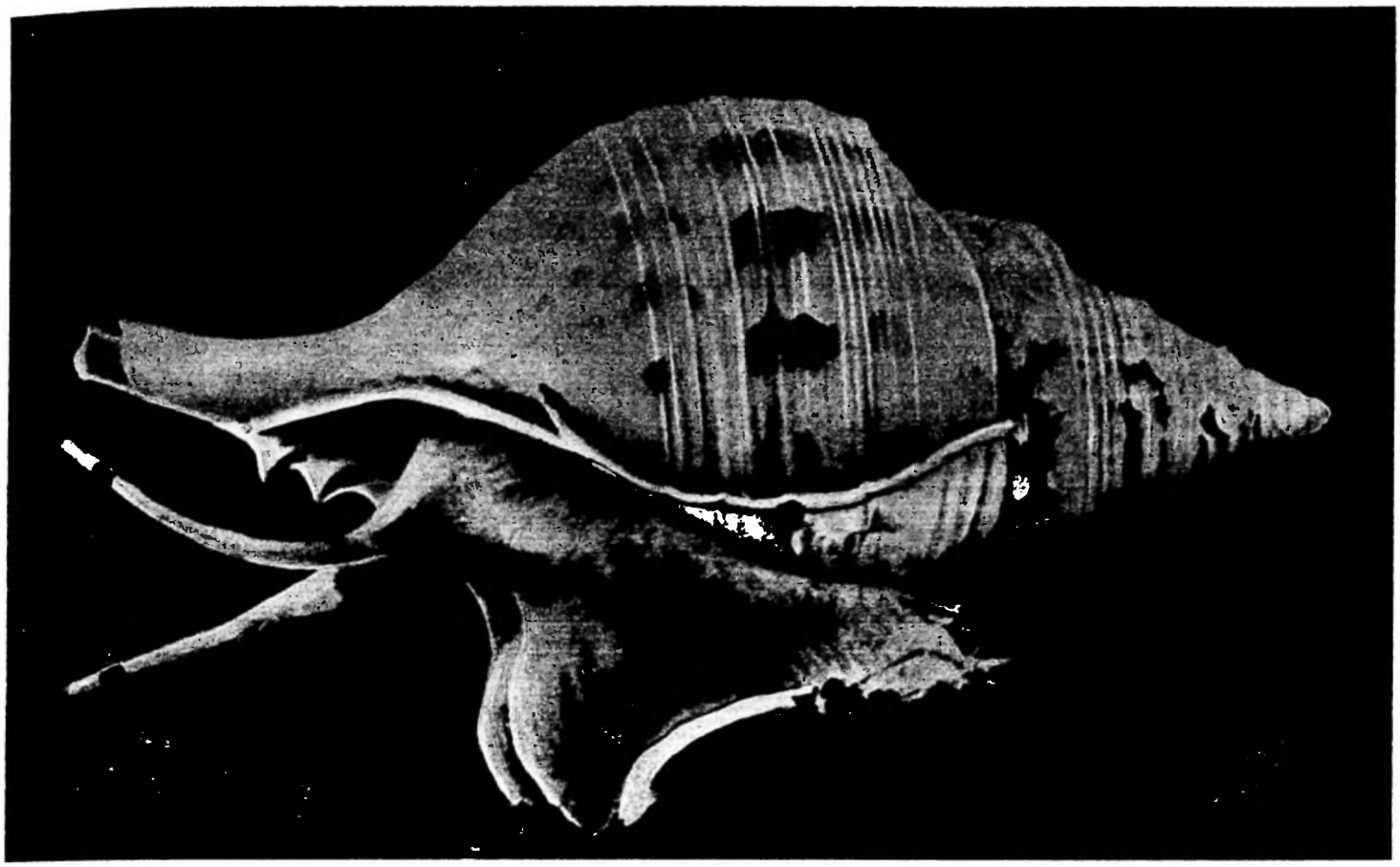
2

3

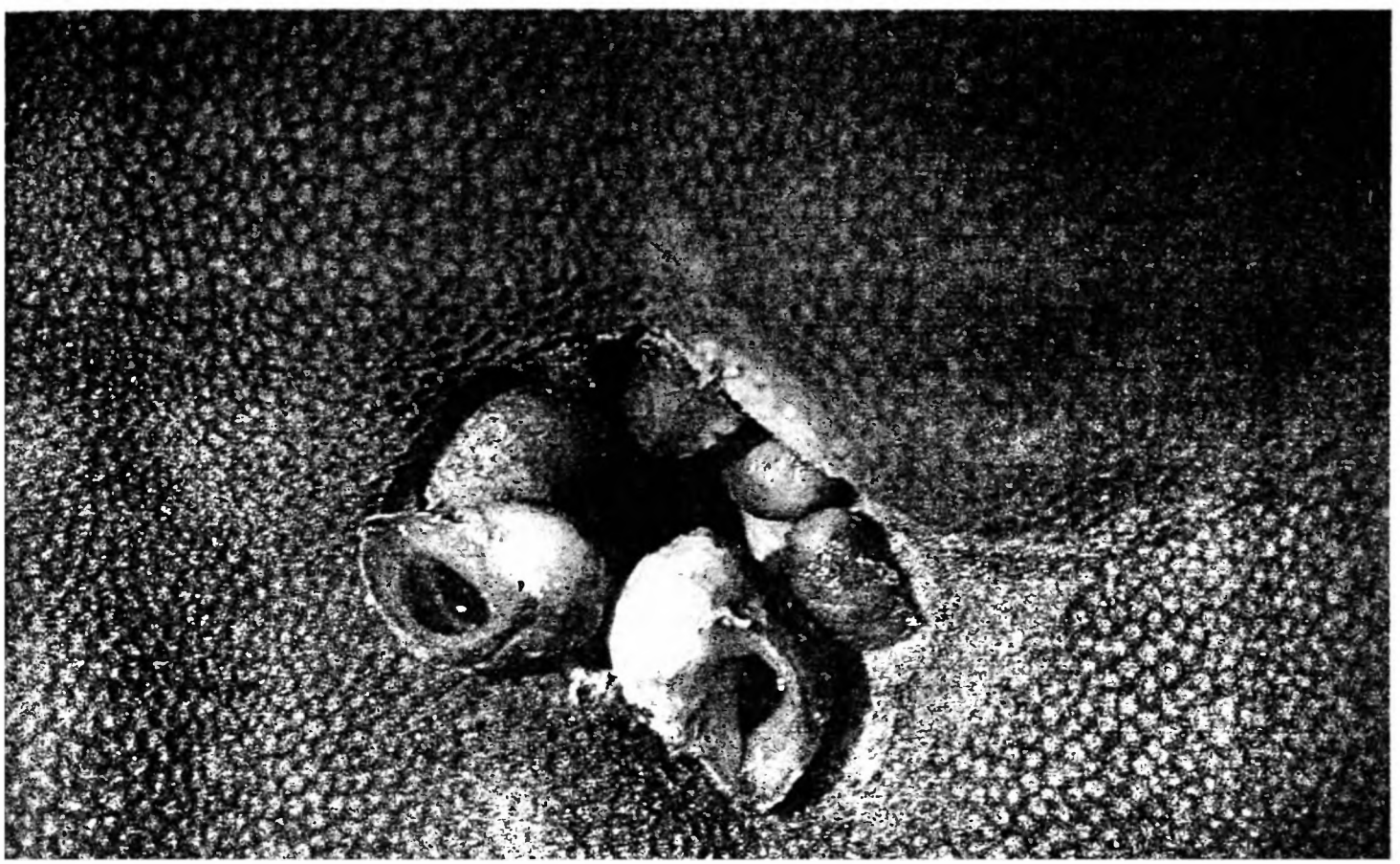


4

Таблица 5. Брюхоногие моллюски тропического мелководья



1

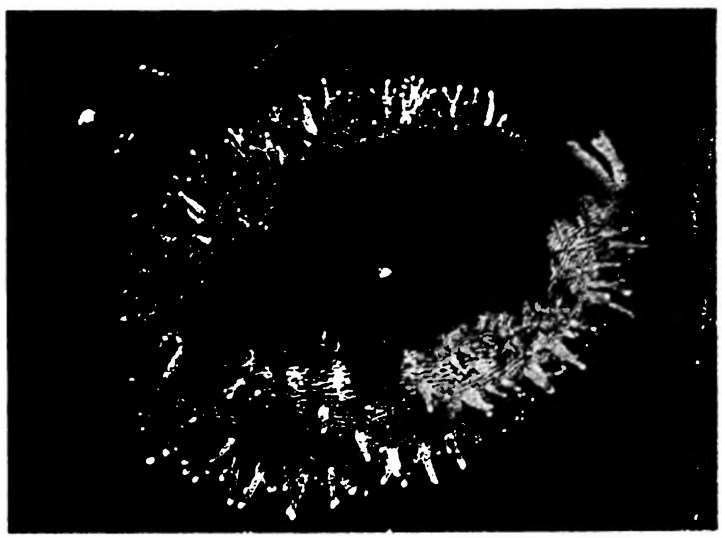


2

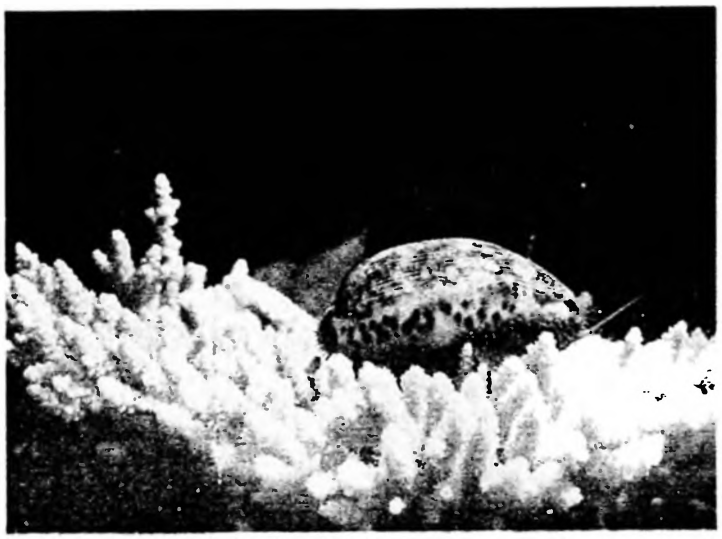
Таблица 6. Моллюски сем. Cypraeidae и сем. Conidae

1

2

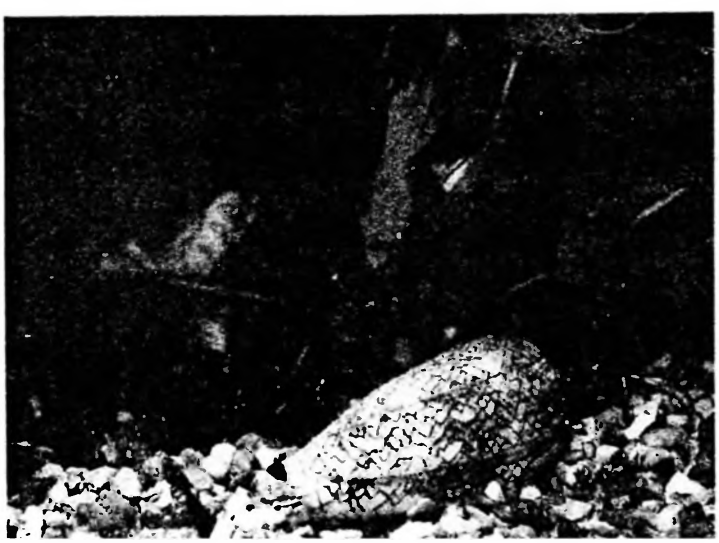


3



4

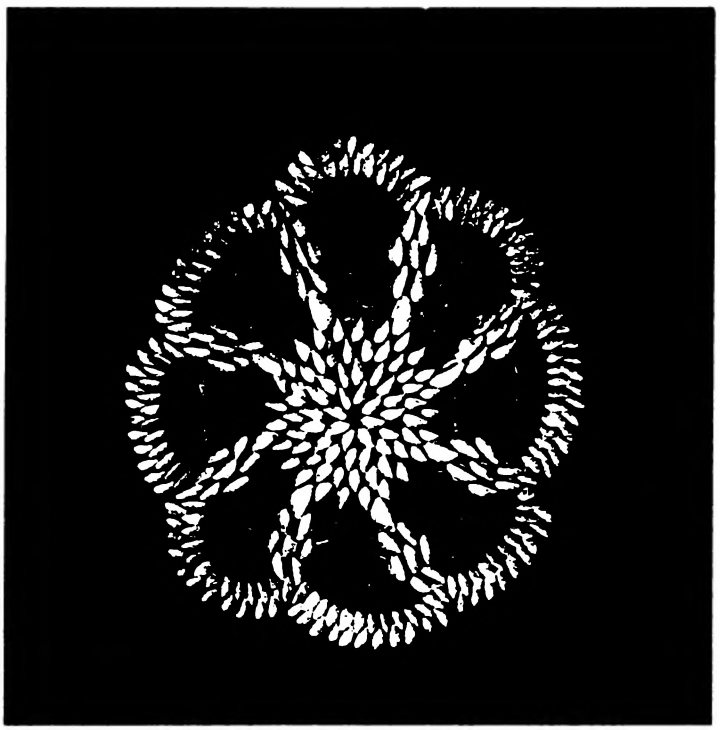
5



6

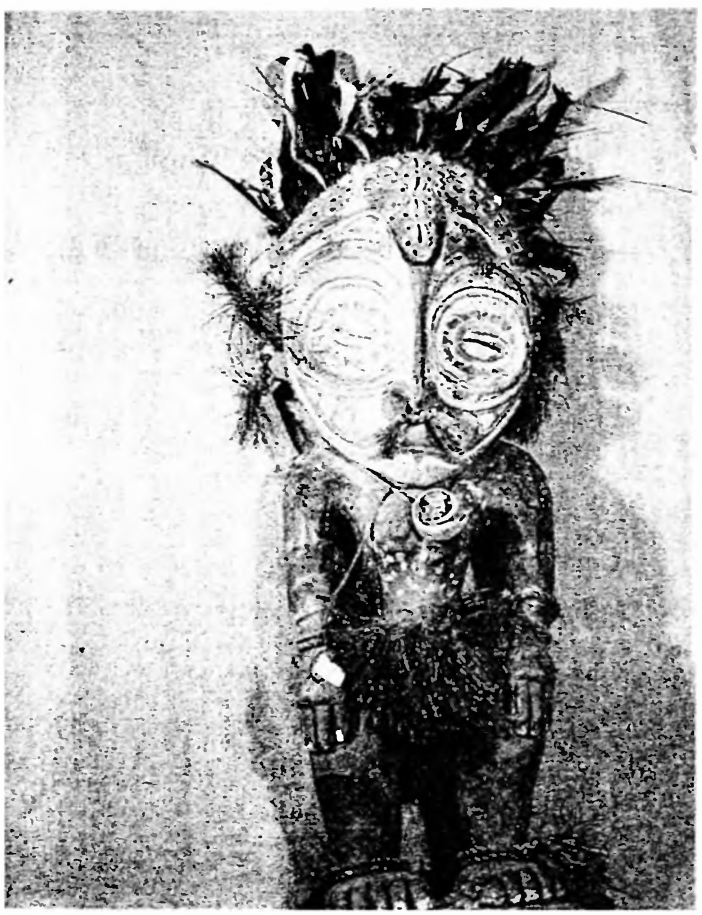
Таблица 7. Раковины тропических брюхоногих моллюсков, используемые человеком

1



2

3



4

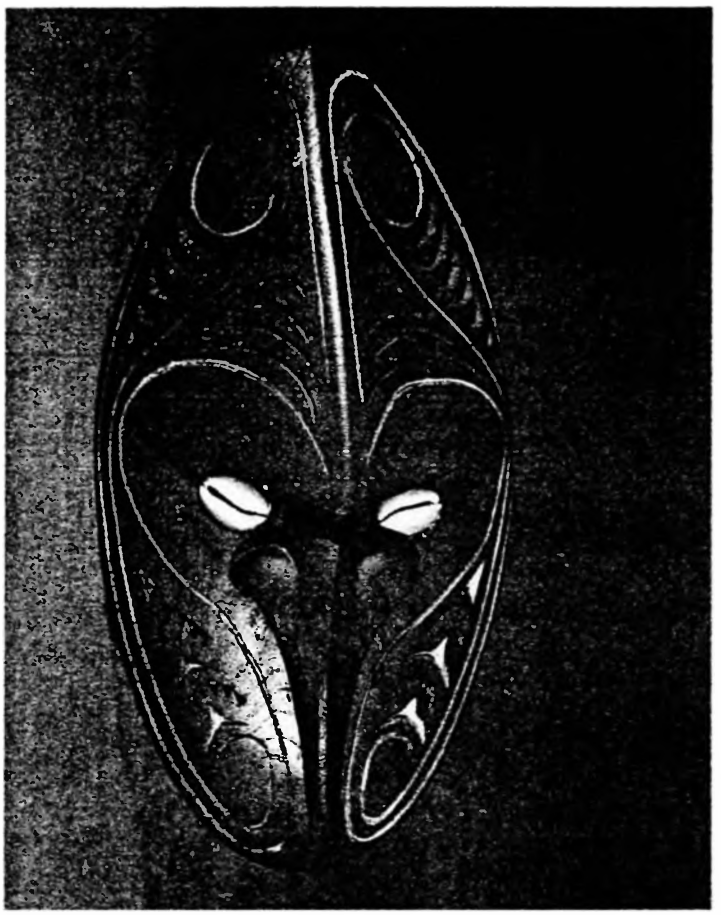
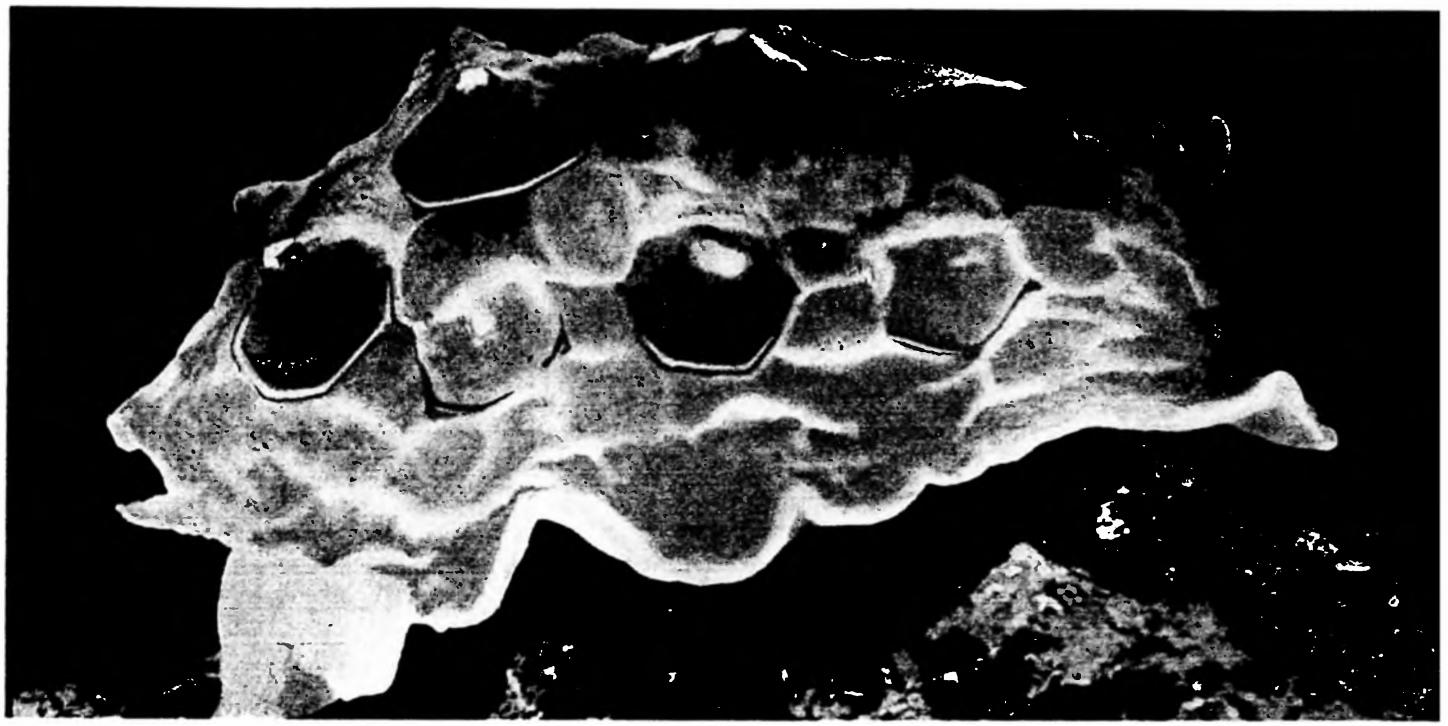
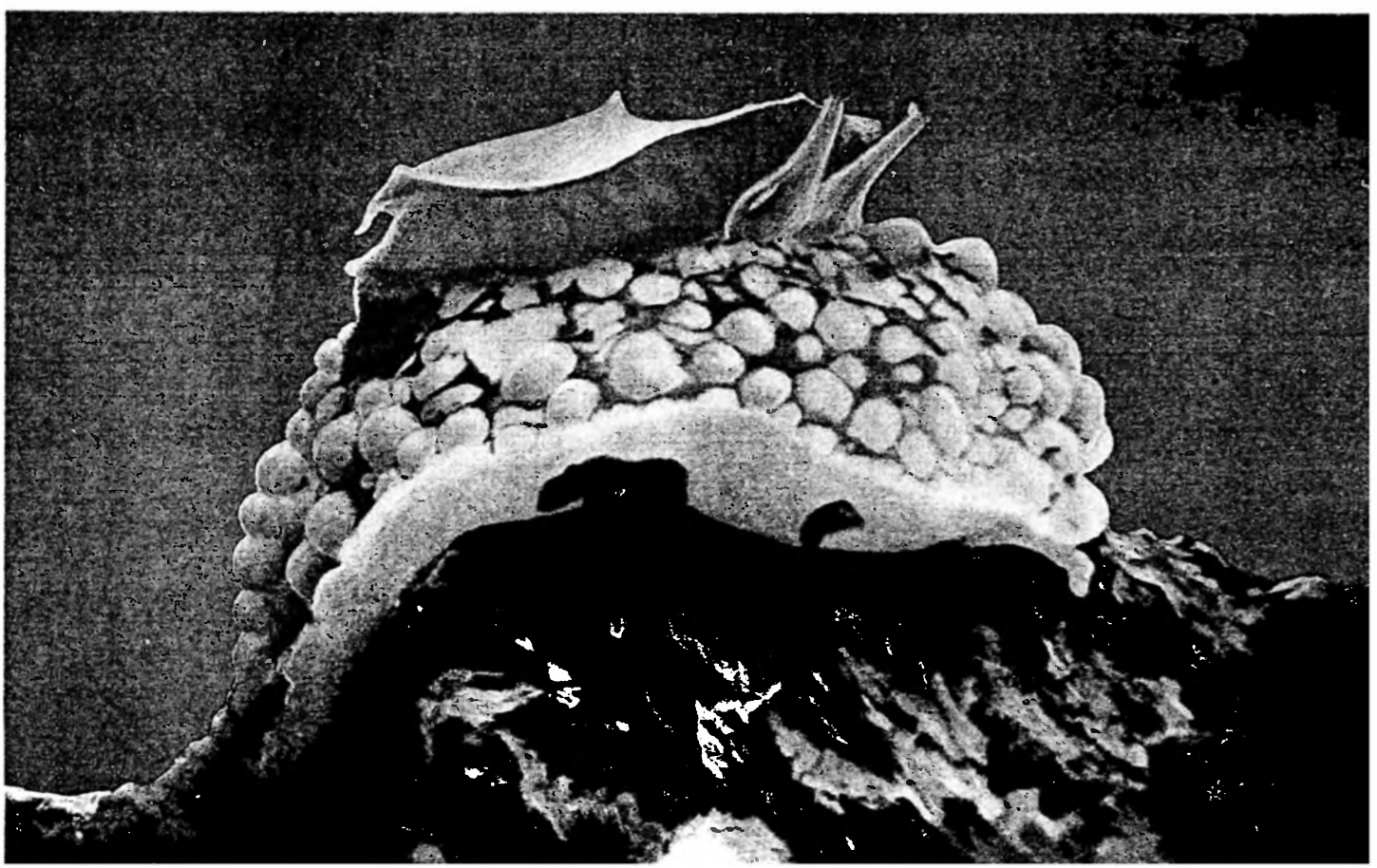


Таблица 8. Заднежаберные моллюски, имеющие рудиментарную раковину

1



2



гических времен (вспомним Польдиевое море, о котором говорилось выше) и в ископаемом состоянии встречается массами.

Многочисленные виды рода *нукулан* (Nuculana) играют большую роль в экономике моря, поскольку нередко их популяции показывают очень высокую плотность поселений. Раковина нукулан имеет сильно удлиненный задний конец (табл. 13), прикрывающий сифоны, способные к значительному удлинению и сокращению. Постоянного непрерывного тока воды у нукулан нет: *малая нукулана* (N. minuta) примерно через каждые 5 с внезапно выбрасывает воду из верхнего сифона; вводной сифон в этот момент закрыт. В промежутках между актами выбрасывания вода медленно проходит через вводной сифон. Существенно, что водообмен в мантийной полости осуществляется не только ресничками мерцательного эпителия, но и жабрами, действующими как насос. Поперечнополосатая мускулатура поддерживающей мембраны, жаберных осей и лепестков, сокращаясь, подтягивает ктенидии к спине — осуществляет «вдох». При расслаблении этой мускулатуры происходит «выдох».

Очень своеобразны моллюски семейства *леделлид* (Ledellidae). Если виды рода *леделл* (Ledella), имеющие очень маленькую, хотя и толстостенную раковину, встречаются в большом диапазоне глубин — от прибрежных вод до ложа океана (4—5 км) и глубоководных желобов (6—8 км), то род *батиспинул* (Bathyspinula) (табл. 20) — чисто абиссальная и ультраабиссальная группа, редко поднимающаяся выше 4 км. Своеобразие этого семейства заключается в том, что у леделлид имеется только один сифон в виде полностью замкнутой толстостенной трубки. В стенках этого органа залегают многочисленные мышечные волокна и продольные лакуны. Перераспределение гемолимфы в лакунах в сочетании с сокращением разных групп мышц обеспечивает способность к сложным движениям. Этот единственный сифон соответствует верхнему (выводному) сифону других первичножаберных. Поскольку анальное отверстие находится рядом с сифоном, его роль, видимо, заключается в том, чтобы отводить экскременты животного возможно дальше от того места, с которого придатки ротовых лопастей собирают донный осадок. Поскольку вводной сифон отсутствует, вода для дыхания поступает в мантийную полость через заднебрюшной участок раковины.

Сифоны первичножаберных (как и других двустворчатых моллюсков) сформировались за счет разрастания задних кромок мантийного края и первоначально представляли собой один, а затем пару желобков. У большинства первичножаберных эволюция сифонов пошла по линии их замыкания; вершина же эволюции — наличие только одного (верхнего) сифона — явление уникальное.

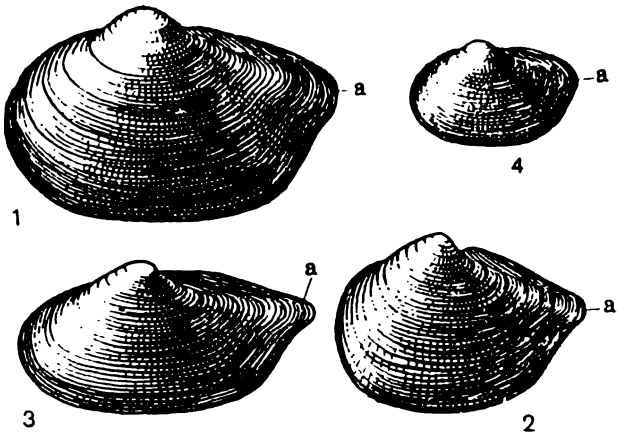


Рис. 74. Моллюски рода портландий северных морей, вид слева:

1 — арктическая портландия (Portlandia arctica); *2* — она же, форма siliqua; *3* — она же, форма portlandica; *4* — эстуарная портландия (Portlandia aestuariorum); *a* — задний суженный конец раковины.

Строением сифонного аппарата своеобразие леделлид не ограничивается. Другая поразительная особенность их заключается в том, что как в роде леделл, так и в роде батиспинул сосуществуют близкие виды, различающиеся длиной кишечника в 8—10 раз! Иными словами, у одного вида кишечник образует одну петлю, а у близкого вида таких петель может быть и 7, и 8, и даже 11; причем известны случаи, когда эти пары видов были подняты одним тралом, т. е. с одного места океанического дна.

Однако самые поразительные представители надотряда — отряд *солемиид* (Solemyida). Среди них имеются и маленькие формы, как редко встречающиеся *нуцинеллы* (Nucinella) из семейства *нуцинеллид* (Nucinellidae), но более обычны и известны *солемии* (Solemya) с длиной раковины до 5 см. Они живут в толще осадка без связи с открытой водой — редкий, если не единственный случай. Как отмечалось выше, для этих сравнительно крупных животных характерно очень сильное развитие жабр параллельно с тенденцией к утрате всего кишечного тракта и ротовых лопастей. Конечно, жабры в роли органов пищеварения — ситуация, достойная удивления; к сожалению, эти животные пока изучены довольно плохо.

НАДОТРЯД НАСТОЯЩИЕ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ (AUTOBRANCHIA)

Эта обширная группа составляет основную массу современных двустворчатых моллюсков: она объединяет 7 отрядов и более 120 семейств. Члены надотряда чрезвычайно разнообразны по строению, размерам, форме раковин, образу жизни, но

все они имеют пластинчатые жабры, способные к вторичным изменениям: они могут увеличиваться и уменьшаться, превращаться в систему нитей и т. п.

В отличие от первичножаберных, которые собирают пищевые частицы придатками ротовых лопастей с поверхности грунта, основная масса настоящих пластинчатожаберных питается путем фильтрации воды, и именно с приобретением такого способа питания связано возникновение столь широкого разнообразия: в этом надотряде имеются и ползающие, и плавающие, и прыгающие, и прикрепленные формы.

ОТРЯД УНИОНИДЫ (UNIONIDA)

К отряду принадлежат крупные пресноводные моллюски, имеющие собирательное название «наяды», такие, как наши обычные перловицы, беззубки, пресноводные жемчужницы, дальневосточные кристарии, североамериканские лампсилиды и многие другие. Некоторые виды наяд живут также в солоноватой воде. Наибольшее разнообразие наяд — в речных системах Северной Америки, где число видов составляет несколько сотен. Среди наяд есть и сидячие формы, прикрепляющиеся, как устрицы, одной створкой к субстрату (колумбийские Mulleria, африканские Etheria, южноиндийские Pseudomulleria).

Для представителей отряда характерно более или менее сильное развитие перламутрового слоя раковины, наличие хорошо развитой топоровидной или клиновидной ноги и наружного лигамента. Края мантии несросшиеся, сифоны очень короткие. Замковые зубы могут отсутствовать (например, у беззубок), но большей частью имеются две группы зубов: бугорковидные кардинальные и пластинчатые латеральные. Первые располагаются в области макушек, вторые вытянуты вдоль заднеспинного края раковины (как у перловиц).

Молодь наяд развивается внутри жаберных полостей материнских особей. Эти полости (марзупии) играют роль инкубатора, где формируются личинки — глохидии, которые выходят в воду и закрепляются на жабрах и коже рыб. На одной рыбе может паразитировать огромное число глохидиев: на жабрах одного окуня длиной около 8 см было найдено около 400 глохидиев.

В некоторых странах наяд употребляют в пищу, но главным образом их используют для откорма свиней и домашней птицы. Из толстостенных раковин с хорошо развитым перламутровым слоем изготовляют разные поделки. Раньше из таких раковин делали перламутровые пуговицы, но теперь, в связи с появлением пластмасс, раковины для этой цели употребляют редко. Некоторые пресноводные двустворчатые моллюски дают жемчуг, хотя и довольно мелкий, но высокого качества.

Семейство *пресноводных жемчужниц* (Margaritiferidae) распространено в Евразии и Северной Америке и включает свыше 20 родов с несколькими десятками видов. Это сравнительно примитивная группа, в частности жабры жемчужниц сохраняют первичное свободное состояние, т. е. нигде не срастаются с мантией.

У нас известна *европейская речная жемчужница* (Margaritifera margaritifera), длина ее раковины достигает 12 см. Вид обитает в европейской части СССР и в Западной Европе. На Дальнем Востоке живут другие виды жемчужниц; некоторые из них (Dahurinaia dahurica) достигают длины 18 см.

Все пресноводные жемчужницы живут только в очень чистых реках с быстрым течением, так как очень требовательны к чистоте воды и содержанию в ней кислорода. Населяют моллюски перекаты, где вода бурлит между камнями, и плесы под перекатами. Плотность поселения жемчужниц на плесах может достигать 60 экземпляров на 1 м² площади дна, но такие плотные поселения сейчас очень редки. Современный ареал европейской речной жемчужницы сильно сократился по сравнению с прошлым: моллюски исчезли из рек, загрязненных сточными водами городов и промышленных предприятий, лесосплавом. Хищническое

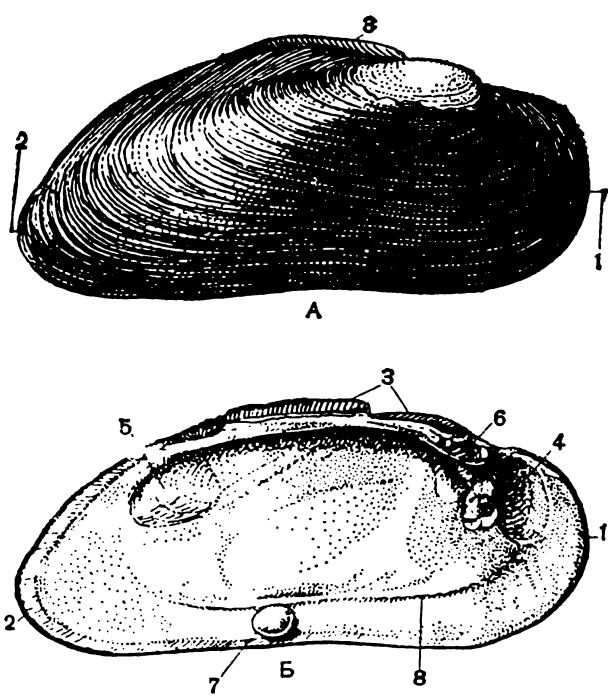


Рис. 75. Европейская речная жемчужница:

А — вид снаружи, правая створка; *Б* — вид изнутри, левая створка; *1* — передний конец раковины; *2* — задний конец раковины; *3* — наружный лигамент; *4* — место прикрепления (отпечаток) переднего аддуктора; *5* — отпечаток заднего аддуктора; *6* — замковые зубы; *7* — жемчужина; *8* — мантийная линия (отпечаток края мантии).

истребление ракушек в погоне за жемчугом и перламутром в свое время также не могло не сказаться на численности этих медленно растущих животных. Вдоль некоторых рек Кольского полуострова и сейчас можно видеть огорчительное зрелище: обширные кучи раковин, которых наловили туристы в поисках жемчужин. Правда, основная часть этих куч состоит из раковин беззубок, поскольку эти «любители» природы не умели отличать их от жемчужниц, но раковины жемчужниц там тоже попадаются.

Как уже сказано, жемчужницы растут медленно, и для восстановления былой численности требуется значительное время. Европейская речная жемчужница к концу первого года жизни достигает длины всего 0,5 см, на пятом году — 2 см, к 7—8 годам — 3—4 см и на десятом году — 6 см. В дальнейшем рост моллюска еще более замедляется, и раковины длиной 12—13 см имеют возраст, по разным оценкам, порядка 70, 80 и даже 100 лет. Соответственно и скорость роста жемчужин невелика: за 12 лет развития жемчужина достигает размера горошины, а за 30—40 лет ее диаметр может составить 8 мм.

Оплодотворение и начало развития яиц в жабрах европейской речной жемчужницы наблюдается в июле — августе. В отличие от беззубок и перловиц, яйца жемчужниц развиваются до сформирования глохидиев во всех четырех (паре наружных и паре внутренних) полужабрах материнской особи. Глохидии очень мелкие и лишены зубцов на створках; уже в сентябре они встречаются на коже и жабрах рыб.

Обширное семейство *перловиц* (Unionidae) включает много родов, в том числе *беззубок* (Anodonta), *перловиц* (Unio), *крассиан* (Crassiana). Наибольшего разнообразия семейство достигает на юго-востоке и востоке Азии, хотя представлено также в Европе, Передней Азии, Северной Африке, Северной и Центральной Америке; одна небольшая своеобразная группа живет в водоемах юга Африки: род *кафрских перловиц* (Cafferia).

Перловицы (под этим названием раньше объединяли представителей нескольких родов, в частности настоящих перловиц и крассиан) обладают крепкой толстостенной раковиной, хорошо развитым замком с одним-двумя кардинальными и пластинчатыми латеральными зубами. Наружные полужабры сзади до конца срастаются с мантией. Глохидии относительно большие, с шиповатым зубом, развитие их происходит только во внешних полужабрах. Оплодотворение яиц и переход их в выводковые сумки в умеренных широтах наблюдается с конца апреля по июнь; созревание глохидиев в жабрах и выход их наружу происходит летом — с конца мая по август. Вынашивание глохидиев продолжается 20—40 дней.

В европейской части СССР встречается 10—11 видов перловиц и крассиан. Среди них широко известна *обыкновенная перловица* (Unio pictorum), длина раковины которой достигает иногда почти 15 см. В европейской части она встречается повсеместно, кроме северных и северо-восточных районов. *Клиновидная*, или *вздутая*, *перловица* (U. tumidus) имеет тот же ареал, что и предыдущий вид, и, подобно ему, живет в реках и озерах на медленном течении, на песчаном заиленном грунте. *Толстая перловица* (Crassiana crassa) живет в мелких реках на быстром течении, на гравийном или каменистом грунте, и в Европе встречается повсеместно, кроме Крайнего Севера. Она имеет очень толстостенную раковину, окрашенную в молодом возрасте в желтый цвет, который со временем темнеет и становится черно-коричневым или черным. Перламутровый слой очень хорошо развит.

В Восточной Азии, в том числе и у нас на Дальнем Востоке, живет несколько видов рода *ланцеолярий* (Lanceolaria): в бассейне Амура и рек При-

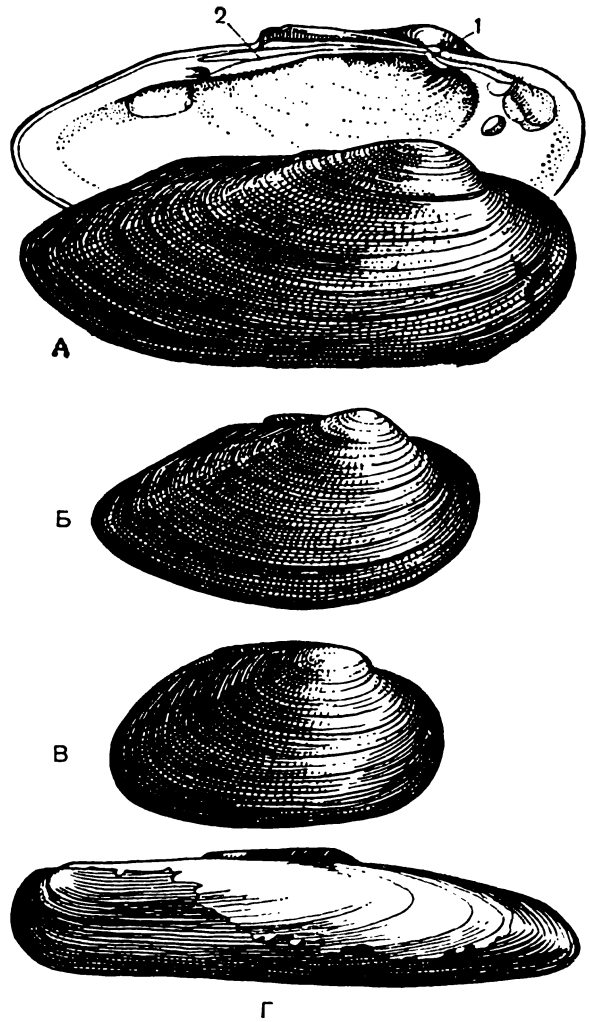


Рис. 76. Перловицы:
А — обыкновенная перловица (Unio pictorum), правая и левая створки; *Б* — клиновидная перловица (U. tumidus); *В* — толстая перловица (Crassiana crassa); *Г* — цилиндрическая ланцеолярия (Lanceolaria cylindrica); *1* — кардинальные зубы; *2* — латеральные зубы.

морского края встречается *цилиндрическая ланцеолярия* (L. cylindrica), а в реках Южных Курильских островов и в Японии близкий вид (L. oxyrhyncha). Ланцеолярии имеют раковину характерного облика, о чем говорит само название, образованное от латинского слова «ланцеола» — маленькое копье, ланцет. Сильно вытянутая раковина имеет закругленный передний конец и клиновидно заостренный задний.

Обнаружить перловиц в водоеме можно по их следам — бороздкам, которые они оставляют при передвижении на дне. Как правило, они живут на заиленном песке, а вязкого, топкого грунта избегают. Движения перловиц медленные — не более 1,5 м в 1 ч.

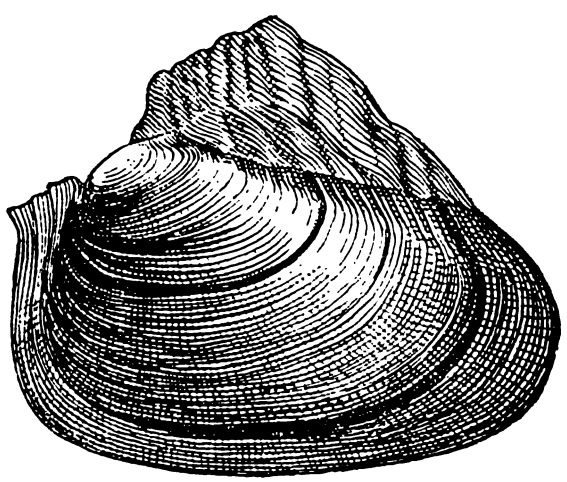
Зимуют эти моллюски зарываясь в грунт почти полностью и пребывая в состоянии оцепенения; все жизненные процессы в это время сильно замедляются.

Подсемейство *беззубок* (Anodontinae), часто объединяемое с близким подсемейством *ложных беззубок* (Pseudanodontinae), включает большое число видов, распространенных в Юго-Восточной Азии, на севере Азии, в Европе и Северной Америке, хотя в последнем из регионов они значительно уступают обширному семейству лампсилид.

Беззубки лишены замковых зубов, раковины их большей частью тонкостенные, со слабым перламутровым слоем. Сифоны очень короткие, выводной — гладкий, края вводного сифона усажены по краям бахромой чувствительных выростов, поэтому хорошо заметны. Период жаберной беременности продолжается почти всю зиму; глохидии довольно большие, с хорошо развитыми крючьями на створках, развиваются они только в наружных полужабрах и выходят в воду весной.

В европейской части СССР встречается 10—12 видов, принадлежащих к двум родам: *беззубок* (Anodonta) и *ложных беззубок* (Pseudanodonta). Различаются они главным образом тем, что раковины настоящих беззубок выпуклые, иногда довольно сильно, а на макушках имеется скульптура (рельефный узор) из довольно большого числа валиков, образующих концентрическую фигуру; раковины ложных беззубок сильно уплощены, а макушечная скульптура состоит из нескольких коротких продольных валиков, изогнутых под углом, обращенным к макушке.

Рис. 77. Складчатая гребенчатка (Cristaria plicata).



У нас хорошо известна *европейская беззубка* (Anodonta cygnea), достигающая длины 20 см и живущая в Европе повсеместно, кроме северных районов. Населяет участки рек с замедленным течением и с сильно заиленным песчаным грунтом. В Прибалтике водится *утиная беззубка* (Pseudanodonta anatina), в окраске раковины которой много зеленых тонов; это, пожалуй, самый «зеленый» и ярко окрашенный представитель беззубок.

В реках и озерах Дальнего Востока и Китая обитают наиболее крупные беззубки, многие из которых имеют сильно вздутую раковину. Таковы, например, виды рода *синанодонт* (Sinanodonta), в частности *беззубка Вуда* (S. woodiana) с очень вздутой раковиной, длиной до 15 см. В бассейнах рек Амура и Уссури, в озере Ханка, в водоемах МНР, Китая, Японии, Индокитая обитают очень большие ракушки рода *гребенчаток* (Cristaria). *Складчатая гребенчатка* (C. plicata) достигает длины 34 см и массы 1 кг (рис. 77). Водится она на глубине 1,5—2 м на мягких илистых грунтах, в хорошо прогреваемых тихих участках озер или в реках со слабым течением. Раковина ее сравнительно толстостенная, спинной край вытянут в высокий гребень. В озере Ханка гребенчатка местами образует плотные популяции: до 10 экземпляров на 1 м² площади дна. В Китае этот вид используют для добычи перламутра.

Ареал обширного семейства *лампсилид* (Lampsilidae) ограничен Северной Америкой восточнее Скалистых гор и Центральной Америкой. Лампсилиды имеют, как правило, очень толстостенную массивную раковину с хорошо развитым перламутровым слоем. В США их не только добывают, но и разводят, особенно некоторых быстро растущих ракушек из родов Lampsilis, Elliptio; при этом рыб специально заражают глохидиями. Выводковая камера занимает заднюю часть наружных полужабр. У некоторых лампсилид выражен половой диморфизм, сказывающийся на форме раковины иногда настолько заметно, что самцов и самок описывали как разные виды.

В последние годы наблюдается катастрофическое обеднение фауны наяд в водоемах Северной Америки, что связано главным образом с промышленным загрязнением вод. На симпозиуме Союза малакологов США, состоявшемся в 1970 г. и специально посвященном проблеме сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения моллюсков, разговор шел и о более чем 60 видах наяд.

ОТРЯД МИТИЛИДЫ (MYTILIDA)

Одна из характерных тенденций, которую можно проследить в пределах отряда, — это постепенное уменьшение одного из аддукторов вплоть до полного его исчезновения. Эта тенденция связана с переходом моллюсков к прикрепленному образу жизни.

У наиболее архаичной группы — семейства *арок* (Arcidae) оба аддуктора хорошо развиты; замковый край прямой, со множеством мелких одинаковых зубов. Периостракум некоторых видов очень хорошо развит и может образовывать кожистые выросты, которые придают раковине характерный «шерстистый» облик; у других видов развиты радиальные ребра (табл. 13).

Нога у арок довольно большая и заканчивается впереди коротким отростком; в задней ее части имеется узкий киль. На кончике ноги есть воронкообразное углубление, которое играет важную роль при передвижении ракушки: вытянутая вперед нога присасывается этой воронкой к твердой поверхности, после чего сокращением ножных мускулов животное подтягивается к месту прикрепления ноги. Наружная поверхность ноги с многочисленными железами, которые концентрируются преимущественно в местах, соприкасающихся при ползании моллюска с грунтом. Несмотря на то что арки хорошо ползают, большей частью они ведут прикрепленный образ жизни; у них очень хорошо развит биссусный аппарат. Интересно, что оторвать моллюска от скалы обычно трудно, но он сам может легко открепиться и сменить место. Вместе с тем в природе эти моллюски очень редко меняют место.

Одна из самых популярных среди промысловых групп морских беспозвоночных — *устрицы* (семейства Crassostreidae и Ostreidae). Они употреблялись в пищу человеком с незапамятных времен, о чем свидетельствуют многочисленные находки их раковин в «кухонных кучах», оставленных людьми, жившими в каменном веке на берегах Черного и Балтийского морей. Упоминание о промысле устриц имеется еще у Плиния (за 150 лет до н. э.). Помимо высоких вкусовых и питательных качеств, их популярность связана еще, конечно, с легкостью добывания.

Раковина устриц неравностворчатая: левая (нижняя) створка выпуклая, больше правой, с более выступающей макушкой. Очертания раковины различны не только у разных видов, но и у разных особей одного вида. Моллюск цементируется к субстрату левой створкой, которая повторяет неровности поверхности, на которой животное сидит. Скульптура может быть концентрической, у других форм — радиальной, или оба типа скульптуры выражены одновременно. Единственный аддуктор занимает середину створок. Размер разный; гигантская устрица может достигать

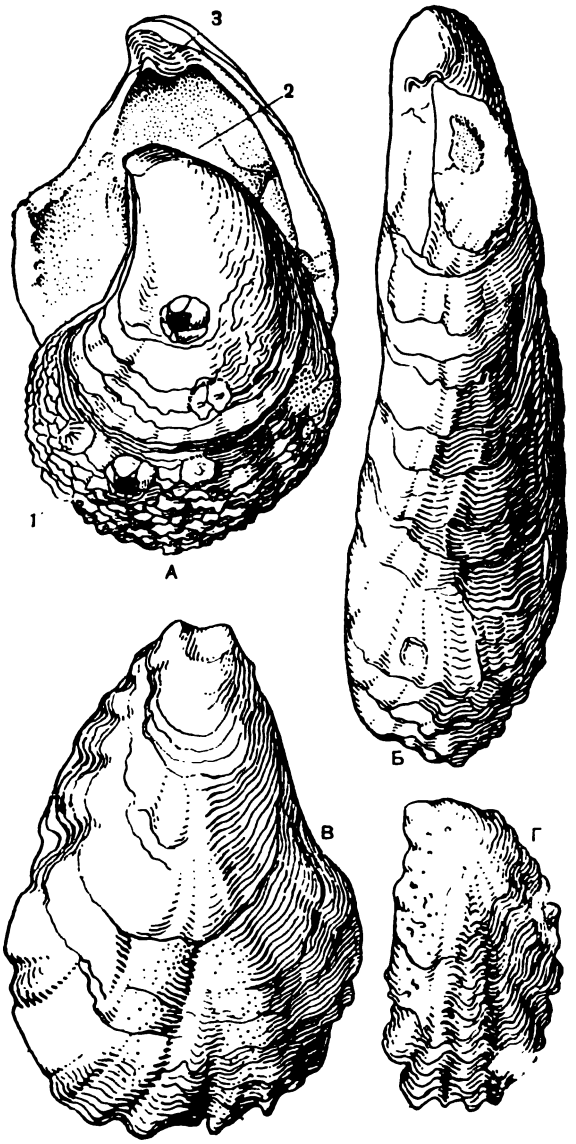


Рис. 78. Устрицы:
А — черноморская (Ostrea taurica); *Б*, *В*, *Г* — верхние створки раковин различных форм дальневосточной гигантской устрицы (Crassostrea gigas); *1* — верхняя (правая) створка, обросшая морскими желудями; *2* — нижняя створка, прирастающая к субстрату; *3* — лигамент.

длины 38 см, но европейские виды обычно имеют раковину длиной 8—12 см.

Мантия открытая, сифонов не образует, ток воды сквозной: вода входит через передний край раковины и выходит через брюшной и задний края; очень хорошо развиты полукруглой формы жабры, окружающие мощный аддуктор. У взрослых животных нога отсутствует, но у молоди имеется.

Устрицы раздельнополы; при благоприятных условиях одна самка может за сезон дать до 500 млн. яиц, т. е., как принято говорить, репродуктивный потенциал у этих моллюсков чрезвычайно высок. Сперматозоиды попадают с током воды в мантийную полость самки, и оплодотворенные яйца развиваются в задней части мантийной по-

лости. Через несколько дней в воду выходят подвижные личинки; они плавают в течение нескольких дней и затем оседают, имея хорошо развитую ногу. С помощью ноги молодь ползает, выбирая место для окончательной цементации, после чего нога начинает уменьшаться и не позже чем через 72 дня редуцируется полностью.

Известно около 50 видов устриц. Почти все они тепловодны, и лишь отдельные виды проникают на север до 66° с. ш. Живут они как поодиночке, так и колониями, обычно на жестких грунтах — камнях, скалах или на смешанных песчано-каменистых грунтах на глубинах от 1 до 50—70 м. Принято различать береговые поселения и устричные банки. Поселения иной раз могут простираться на 300—400 м от берега, как, например, в Японском море. Устричные банки иногда находятся и на большем отдалении от берега. Как и многие прибрежные животные, эти моллюски способны переносить некоторое опреснение; минимальная соленость, при которой они могут существовать, — 12‰. Уровень солености отражается на скорости роста устриц и на их вкусовых качествах: лучшими считаются устрицы, собранные при солености от 20 до 30‰ — там, где имеется небольшое и постоянное опреснение речными водами. При солености около 33—35‰ устрицы растут хорошо, но мясо их становится жестким. Это свойство было хорошо известно еще древним римлянам, которые выдерживали собранных в море устриц в небольших опресненных водоемах.

На поселениях и банках устрицы иногда живут очень плотно, тогда их раковины часто стоят вертикально, брюшным краем вверх; иной раз они срастаются вместе по нескольку штук. Во время сильных отливов колонии ракушек иногда обнажаются, поэтому многие виды обладают способностью переживать длительное осушение. Так, *виргинская устрица* (Crassostrea virginica) (табл. 16) выдерживает без воды до 10 недель, не теряя жизнеспособности.

В результате многовекового бесконтрольного промысла запасы устриц во многих местах оказались подорванными, и уже в середине XIX в. возник вопрос о необходимости регулировать сбор ракушек и об их искусственном разведении. Однако в Японии культура устриц возникла значительно раньше — еще в XVII в.

Первый этап разведения устриц — сбор молоди (спата) на коллекторы, выставляемые на устричных банках в период размножения этих животных. Вначале в качестве коллекторов применяли пучки прутьев (фашины), но затем стали использовать изогнутые в виде желоба пластины черепицы, покрытые особым составом, с которых легко соскоблить осевшую на них молодь. Коллекторы со спатом оставляют на месте в течение нескольких месяцев, а затем слегка подросшую молодь переносят в затянутые сеткой рамы, которые стоят на столбиках на высоте 25—30 см над уровнем дна. Эта мера предохраняет рамы от занесения илом. В хорошо организованных устричных хозяйствах парки для разведения ракушек ограждаются от волнобоя цементированным валом и разделены на ряд бассейнов; приток и отток воды при отливах и приливах регулируется шлюзами. В таких парках устриц выращивают в течение двух лет до размера 5 см, после чего их переводят в выростные бассейны. В эти бассейны добавляют некоторые соли и культуру водоросли хлореллы, которая в этой питательной среде быстро размножается и служит пищей устрицам. Поскольку далеко не все попавшие в кишечный тракт организмы перевариваются моллюсками, в выростных бассейнах поддерживают оптимальную (не избыточную) концентрацию клеток хлореллы.

Несмотря на развитие устричных парков, которые требуют определенных затрат, интенсивно ведется также промысел устриц в природных местообитаниях.

Один из основных промысловых видов — *съедобная устрица* (Ostrea edulis) (табл. 16), обычная у берегов Европы, в том числе в Средиземном и Черном морях; в Балтийском море устрицы отсутствуют из-за пониженной солености воды. Это очень изменчивый вид и образует множество местных рас; некоторые из них нередко считают отдельными видами, например *адриатическую устрицу* (O. adriatica), *скальную устрицу* (O. sublamellosa) и нашу *черноморскую устрицу* (O. taurica). У Атлантического побережья Франции промышляют также *португальскую устрицу* (Crassostrea angulata).

В Черном море устрицы встречаются как в защищенных бухтах и на прибрежных скалах, так и на мелководьях более открытых участков моря. Большие устричные банки у берегов Крыма и Кавказа (например, Гудаутская банка) почти не используются. Вместе с тем они сильно повреждаются завезенным хищным брюхоногим моллюском рапаной, которая выедает как устриц, так и мидий.

У берегов Японии встречается несколько видов, из которых промышляют и разводят *гигантскую устрицу* (Crassostrea gigas) (табл. 16), *японскую устрицу* (C. nippona), *пластинчатую устрицу* (C. denselamellosa) (табл. 16). Обычная в Японском море гигантская устрица встречается также у берегов Сахалина и Приморья, образуя богатые скопления, эксплуатация которых у нас только начинается. В начале XX в. этот вид акклиматизировали на Тихоокеанском побережье США (штат Вашингтон), где он стал объектом интенсивного промысла.

Не менее, чем устрицы, известны *мидии*, входящие в семейство *митилид* (Mytilidae). К нему относится немало массовых видов, принадлежащих к родам мидий, модиол (рис. 79), митиластe-

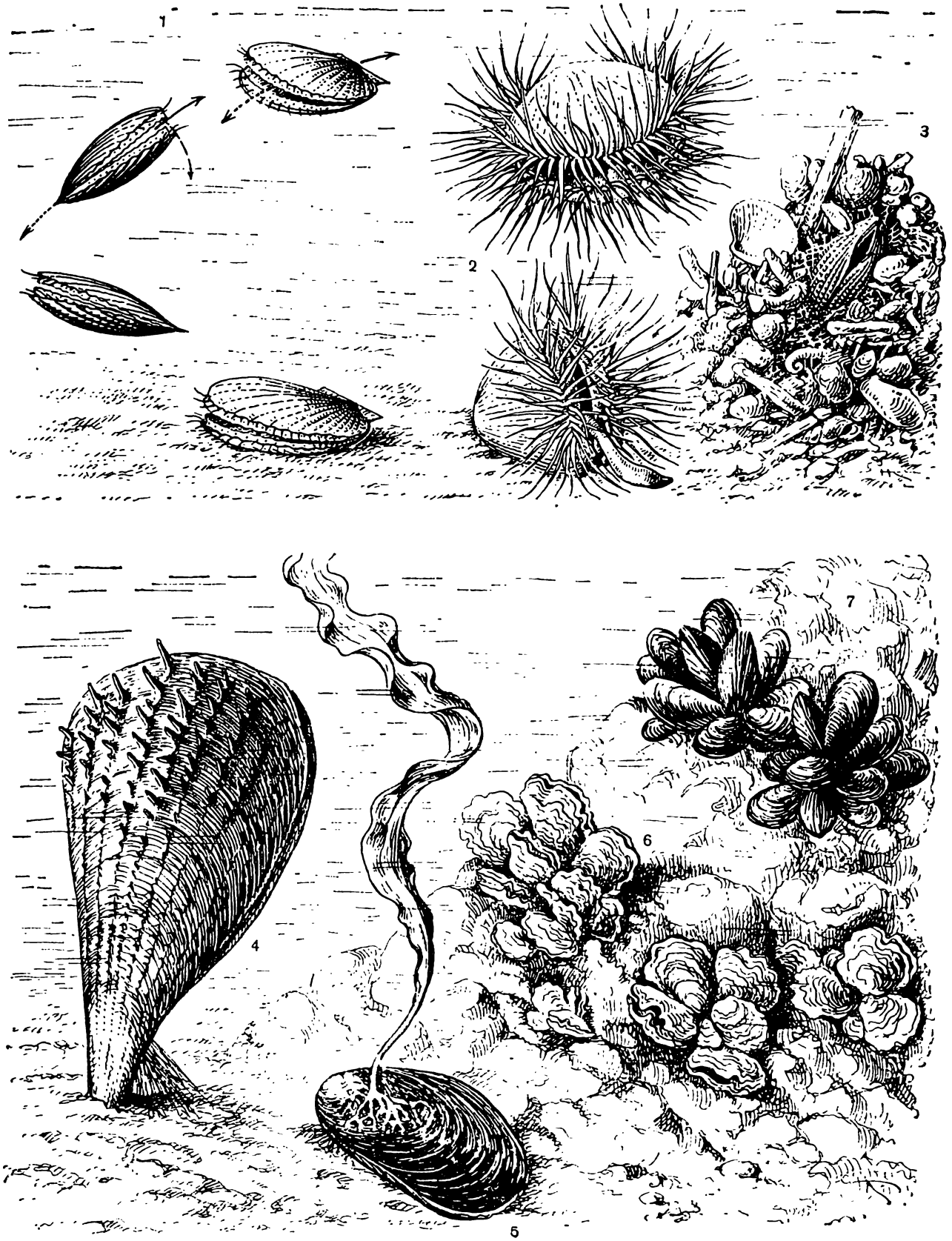


Рис. 79. Свободноживущие, плавающие и прикрепленные двустворчатые моллюски:

1 — морские гребешки, плавающие и лежащие на дне; *2* — лиматула, ползающая по дну и плавающая; видны многочисленные бахромчатые выросты мантийного края; *3* — лиматула в «гнезде»; *4* — пинна, слегка погруженная в песок и прикрепленная биссусными нитями; *5* — модиола с сидящей на ней водорослью; *6* — друзы устриц; *7* — мидии. Сплошными стрелками показано направление движения гребешка; пунктирными — токи воды, выходящие из мантийной полости.

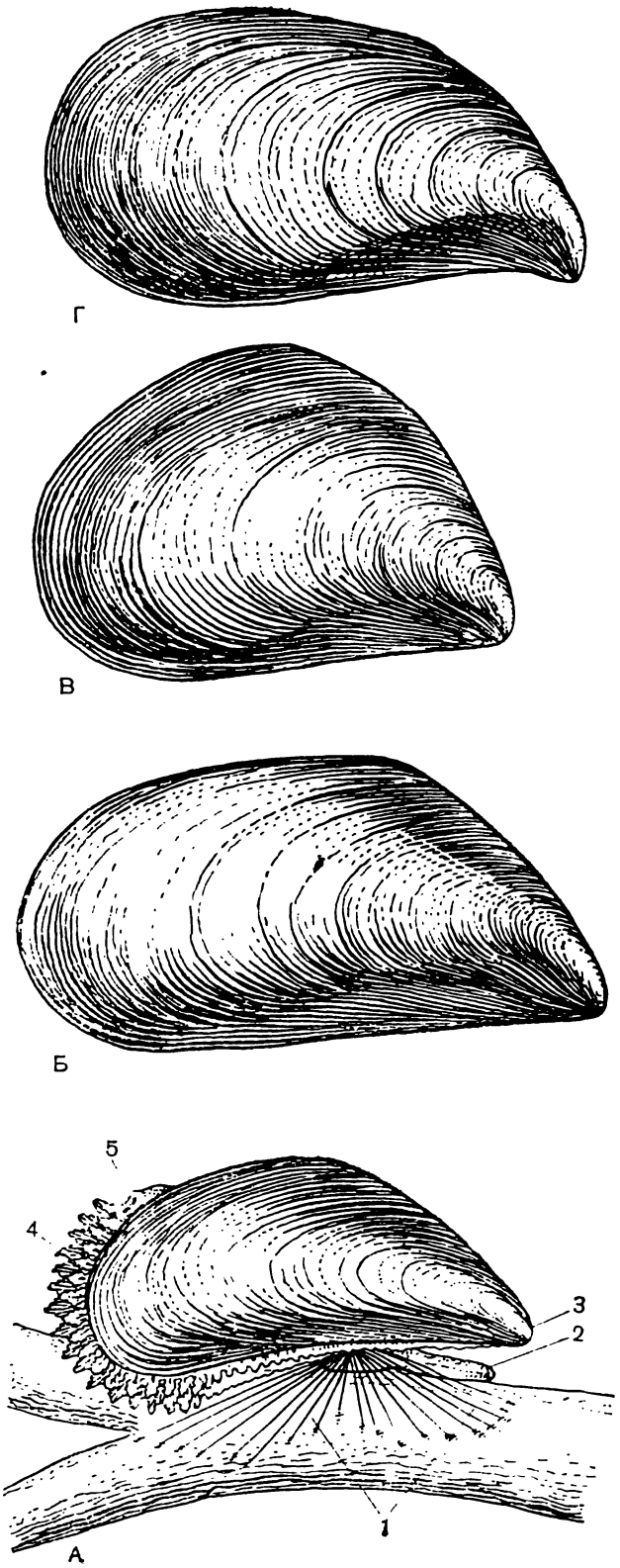


Рис. 80. Мидии:

А — съедобная мидия (Mytilus edulis); *Б* — *Г* — изменчивость черноморской мидии (M. galloprovincialis); *1* — биссусные нити; *2* — нога; *3* — сильно сдвинутая вперед макушка; *4* — выросты заднего края мантии; *5* — выводной сифон.

ров и др., широко распространенным в морях земного шара, преимущественно на мелководье. Все виды семейства Mytilidae имеют раковину «митилидного» типа. У них резко выражена анизомиария: задний аддуктор значительно больше переднего. Эта «неравномускульность» связана с прикрепленным образом жизни, и с этим же связан сильный сдвиг макушки к переднему суженному и приостренному краю раковины. Окраска периостракума темная, часто иссиня-черная; имеется слабо развитый перламутровый слой. Очень хорошо развит биссусный аппарат. Нога небольшая, пальцевидной формы. Поскольку животные практически неподвижны, нога утратила функцию движения и служит в основном для выделения биссусных нитей. Мантия свободная, правый и левый листки ее срастаются только в одном месте, в заднеспинной части, ограничивая небольшой выводной сифон. Чуть ниже места срастания каждый листок образует по одному бахромчатому выросту: в этом месте вода поступает в мантийную полость. Большинство видов митилид раздельнополы. Поскольку половые продукты выметываются непосредственно в воду, плодовитость мидий очень велика: одна самка Mytilus edulis дает от 12 до 15 млн. яиц за сезон размножения, а крупные экземпляры — до 25 млн. Примерно через 12 ч после оплодотворения появляются личинки, довольно быстро передвигающиеся в толще воды. Через 10 суток личинка имеет уже вполне заметную раковину; однако эта раковина еще «мала» для тела личинки и створки ее не могут пока сомкнуться. При длине раковины 0.2—0.3 мм велигер оседает на дно, имея уже по две пары жаберных нитей. Некоторое время молодой моллюск ползает по дну, после чего, выбрав подходящее место, прикрепляется биссусом.

Пищей мидиям служат планктон, органический детрит и личинки различных прибрежных беспозвоночных: одна особь мидии способна в течение суток уловить до 100 тыс. микроскопических организмов, а объем пищевого материала за это время в среднем составляет более 40 мм^3. Вспомним уже известную нам цифру: плотное поселение мидий на банке профильтровывает за сутки до 280 м^3 воды на 1 м^2 площади дна. Таким образом, большие поселения мидий представляют собой мощный биофильтр, очищающий и осветляющий воду; кроме того, выделяя фекалии и псевдофекалии, мидии принимают активное участие в образовании донного ила. Толщина ила, образованного за счет жизнедеятельности мидий, может достигать нескольких метров.

Мидии имеют множество врагов среди морских рыб, птиц и млекопитающих. Птицы склевывают их на литорали во время отливов; мидиевые банки сильно страдают от скатов, камбал и трески, а в Черном море — от осетровых рыб. Однако са-

мый постоянный их враг — крупные морские звезды, которые ими постоянно питаются. В Атлантике, Баренцевом и Белом морях это звезда Asterias rubens, в дальневосточных морях — A. amurensis, Patiria pectinifera и др. Одна звезда средней величины ежедневно съедает 1—2 мидии длиной до 2 см. Охотятся на этих моллюсков также крабы, некоторые хищные брюхоногие моллюски, в частности рапана, а из головоногих — осьминоги.

Съедобная мидия (Mytilus edulis) — один из наиболее известных и широкораспространенных видов двустворчатых моллюсков (рис. 80, табл. 16). Этот изменчивый вид живет у Атлантического побережья Европы, у берегов Исландии, южной части Гренландии, по Атлантическому и Тихоокеанскому побережью Северной Америки, в Баренцевом, Белом и Балтийском морях, в юго-западных участках Карского моря и в дальневосточных морях.

Обширные колонии съедобной мидии часто занимают приливо-отливную зону, где дважды в сутки во время отливов они обнажаются. Крепко смыкая створки, моллюски в это время обходятся тем объемом воды, который остается в мантийной полости, но в случае необходимости могут, не теряя жизнеспособности, выдерживать на воздухе значительно дольше — до месяца. Плотность поселений съедобной мидии достигает нескольких тысяч особей на 1 м² площади дна при биомассе до нескольких килограммов.

Съедобные мидии очень неприхотливы в отношении солевого и температурного режима. Они выдерживают опреснение до 3‰, но при постоянной жизни в сильно опресненной воде медленно растут и мельчают. Так, взрослые мидии, живущие в Ботническом заливе Балтийского моря при солености около 3‰, в 4—5 раз мельче животных, живущих при солености 15‰ в датских проливах и в Кильской бухте. Что касается температурных условий, то на литорали они вообще очень непостоянны: летом во время отлива мидии сильно прогреваются, а зимой в северных морях моллюски могут даже промерзать, сохраняя жизнеспособность.

Близкий вид *черноморская мидия* (M. galloprovincialis) сильно изменчив и образует несколько подвидов. В Черном море этот вид встречается при солености свыше 10‰ на различных грунтах — от каменистых (чаще всего) до мягких илистых и на различных глубинах — от уреза воды до 80 м.

Дальневосточная гигантская *мидия Грэя* (Crenomytilus grayanus), раковина которой достигает длины 25 см (табл. 16), обитает в Японском море, у берегов Сахалина и Северного Китая. Эта ракушка живет преимущественно на каменисто-песчаных грунтах, опускаясь до глубины 60 м; нередко образует большие скопления, срастаясь с помощью биссусных нитей в друзы. Биомасса этой мидии может достигать 20 кг на 1 м² грунта.

Многие виды мидий промышляются с давних времен; в настоящее время мировая добыча их составляет ежегодно примерно 0,25 млн. т. Благодаря большим запасам мидий в наших морях развитие их промысла в СССР имеет значительные перспективы. Общие запасы мидий у черноморских берегов СССР составляют около 65 млн. т, из них доступны для промысла примерно 7 млн. т, или, в пересчете на мясо, около 800 тыс. т. В Белом море запасы мидий только в районе Карельского и Поморского берегов составляют 3 тыс. т. Очень велики запасы этих ракушек в Японском и Охотском морях и у берегов Камчатки.

Ввиду того что естественные запасы мидий во многих местах подорваны (например, у берегов Франции), их начали специально разводить. Благодаря рациональному режиму кормления животные на мидиевых фермах растут быстрее, чем на естественных банках. Для сбора молоди в море выставляют своего рода плетни («бушо»), где ракушки растут 1,5—3 года до достижения наилучших вкусовых качеств. У берегов Франции разводимые таким образом мидии дают ежегодно около 8 т мяса с 1 га поверхности моря; при интенсивной культуре можно получать до 150 кг мидий с одного погонного метра плетня. Как устричные банки, так и фермы время от времени подвергаются «набегам» со стороны морских звезд. Основной способ борьбы с морскими звездами заключается в том, что над поселениями мидий проходят небольшие суда, волокущие по дну своеобразные швабры, сметающие основную массу звезд, но неспособные оторвать крепко сидящих мидий.

Мелкие мидии идут на изготовление очень питательной кормовой муки, которую используют для откорма домашних животных.

Близок к мидиям род *модиол* (Modiolus). В северных частях Атлантического и Тихого океанов наиболее известна *обыкновенная модиола* (M. modiolus), раковина которой не превышает длины 11 см (обычно 5—8 см). Модиола имеет светло-коричневую выпуклую раковину, опушенную в задней части волосовидными выростами перипостракума (табл. 13). Прикрепляясь, как и прочие митилиды, прочным биссусом, этот вид приурочен главным образом к жестким каменистым и каменисто-песчаным грунтам; в Баренцевом море на глубинах до 100 м образует характерный и богатый биоценоз. Другой вид — *фасолевидная модиола* (M. phaseolinus) имеет раковину коричневого цвета, форма которой вполне соответствует названию (табл. 13). Этот вид хорошо известен, например, в Черном море, где образует массовые скопления на глубинах от 60 до 120 м. В результате жизнедеятельности этих моллюсков образуются илы, называемые фазеолиновыми.

Некоторые представители рода *мускулюсов* (Musculus), также относящегося к митилидам, замечательны тем, что проявляют заботу о потомстве. Это небольшие ракушки (длина раковины не более 3 см), прикрепляющиеся биссусом к слоевищам водорослей. Вокруг раковины моллюски строят гнездо из обрывков водорослей, камешков, обломков раковин; весь этот материал скрепляется биссусными нитями, и в готовое гнездо мускулюсы помещают яйца (уже оплодотворенные), заключенные в слизистые шнуры. Яйца крупные—около 0,25 мм в диаметре. У некоторых видов из яиц выходят уже готовые к самостоятельной жизни крошечные ракушечки, у других — велигеры, которые недолго плавают и оседают в зарослях водорослей или морской травы. *Черный мускулюс* (M. nigra) (табл. 13) у берегов Дании строит гнезда из кусочков морской травы зостеры.

К семейству митилид относится и род *митилястеров* (Mytilaster). Это небольшие ракушки (раковина длиной около 2 см) с темноокрашенной клиновидной раковиной и сильно развитым биссусным аппаратом. *Вытянутый митилястер* (M. lineatus) (табл. 13) широко распространен в Средиземном, Черном и Азовском морях. В Азовском море встречается массами: плотность моллюсков осенью достигает 11 000 экземпляров на 1 м² при биомассе 660 г.

В 20-е гг. нашего столетия митилястер случайно, вероятно на днищах деревянных судов, перевозимых по суше, был завезен из Азовского моря в Каспийское, где нашел вполне подходящие условия существования. В Каспийском море он начал быстро размножаться и широко расселился. В настоящее время в большей части моря на глубинах до 50 м этот вид стал самым многочисленным компонентом донной фауны. В Среднем и Южном Каспии митилястер составляет больше двух третей биомассы донной фауны, а его собственная биомасса на твердых грунтах может достигать более 1 кг на 1 м². Местами даже наблюдается вытеснение митилястером коренных обитателей Каспия. Как видим, способность длительное время существовать вне воды обеспечила виду возможность захвата нового обширного плацдарма.

Мы уже знаем, что среди двустворчатых моллюсков имеется экологическая группа камнеточцев. К такому своеобразному образу жизни перешли члены семейства *морских фиников* (Lithophagidae), родственного митилидам. Характерно, что родовое название *литофага* (Lithophaga) в переводе с латыни означает «камнеед». Камней литофаги, конечно, не едят, хотя и связаны с ними самым тесным образом: в известковых скалах, мертвых и живых кораллах литофаги протачивают ходы и норки, где и живут, прикрепляясь к стенкам биссусом и выставляя наружу сифоны. Субстрат моллюски разрушают химическим способом. В утолщенной передней части мантийного края животного залегает железа, выделяющая кислый секрет. Эта кислота растворяет известняк, и моллюск постепенно погружается в образующееся углубление. Может возникнуть законный вопрос: раковина самого моллюска ведь тоже состоит из карбоната кальция — почему же она не разрушается? Ответ заключается в том, что снаружи раковина покрыта плотным периостракумом, устойчивым к воздействию кислоты, а внутренняя поверхность раковины защищена мантией. Широко известны такие виды, как средиземноморская *обыкновенная литофага* (Lithophaga lithophaga), раковина которой достигает длины 8 см (табл. 14), *калифорнийская ботула* (Botula californiensis) длиной до 4 см.

С камнеточцами связано одно из прямых доказательств существования вековых колебаний уровня моря. Известно, что близ Неаполя сохранились остатки храма Сераписа, построенного в первые века нашей эры; колонны этого храма до высоты человеческого роста источены литофагой. Следовательно, после постройки храма суша здесь заливалась морем, а затем море вновь отступило.

Все рассмотренные нами семейства принадлежат подотряду *митилеин* (Mytileina). Теперь обратимся к другому подотряду — *птериин* (Pteriina).

У членов этого подотряда передний аддуктор мал или совсем отсутствует, нога обладает хорошо развитой биссусной железой, а перламутровый слой обычно развит настолько сильно, что практически все морские ракушки, дающие жемчуг, принадлежат к этой группе.

Самый лучший и ценный жемчуг дают виды родов *пинктад* (Pinctada) (табл. 20) и *птерий* (Pteria) — их и называют настоящими жемчужницами. У них большая раковина, чаще всего округлой формы, с прямым замковым краем, вытянутым сзади в уховидный или клювовидный выступ и лишенным зубов (бывает один-два зубовидных выступа). Раковина птерий состоит из двух слоев: наружного (призматического) и мощного внутреннего (перламутрового). Наиболее крупная из жемчужниц — Pinctada margaritifera достигает 30 см в диаметре и массы 10 кг, хотя такие большие раковины встречаются редко. Этот вид живет в Тихом и Индийском океанах на небольших глубинах (обычно не глубже 40 м). Мантия у пинктады открытая, по краю ее сидят многочисленные пальцевидные щупальца, создающие нечто вроде решетки, действующей как грубый фильтр. Щупальца очень чувствительны, и при прикосновении к ним крупных частиц или живых организмов створки сразу же захлопываются. Мелкие частички с током воды проходят к жабрам, которые служат не только для дыхания, но и в качестве более тонкого фильтра. Отцеженные частички идут на сортировку к ротовым лопастям.

Жемчужницы очень чувствительны к резкой смене интенсивности освещения. Так как они живут на малой глубине, то в тропический день солнечные лучи, пронизывающие толщу воды, освещают моллюска; стоит затенить его рукой (не прикасаясь к нему), он быстро смыкает створки. Это защитная реакция: появление тени свидетельствует о возможной опасности, например о появлении крупной хищной рыбы. Будучи в основном сидячими животными, жемчужницы могут время от времени менять место. При этом пальцевидная нога выдвигается и закрепляет биссусную нить. Затем моллюск резко укорачивает ногу, перемещая тело и раковину вперед. Через несколько секунд эта операция повторяется, причем предыдущая биссусная нить обрывается. Так повторяется несколько раз, причем время отдыха между «шагами» с каждым разом увеличивается. При перемещении моллюска створки его раковины то широко открыты, то с силой захлопываются, что также способствует передвижению. Скорость такого передвижения крайне мала: известный максимум — 67 см за 12 ч. При выделении и прикреплении биссуса, когда моллюск не может быстро захлопнуть створки, он очень чувствителен к свету, поэтому смена мест прикрепления происходит только ночью.

Жемчужницы образуют обычно плотные поселения — банки; чаще всего такие банки располагаются на глубине 10—15 м. Моллюски не выносят опреснения, поэтому отсутствуют близ устьев рек. Растут эти ракушки сравнительно медленно: в трехлетнем возрасте диаметр их раковин не превышает 6 см.

Мы уже выяснили механизм образования жемчужин. Из описания этого механизма следует, что жемчужина состоит из чередующихся слоев перламутра и конхиолина, т. е. из тех же слоев, что и раковина. Поэтому на отшлифованном распиле жемчужины видно, что она имеет концентрически-слоистое строение. Наличие конхиолиновых слоев придает ей голубовато-серый цвет. Японский и индийский жемчуг имеет сильный блеск и розоватый оттенок, австралийский — белый, панамский — золотистый.

Крупные жемчужины — большая редкость. У испанского короля Филиппа II, жившего в XVI в., была белая жемчужина грушевидной формы длиной 3 см. В рассказе Джека Лондона «Жемчуг Парлея» упоминается о жемчужине «размером с небольшой грецкий орех». Такие жемчужины встречаются в больших и старых раковинах. К сожалению, жемчуг, в отличие от драгоценных камней, не вечен: через 50—60 лет после того, как жемчужина извлечена из моллюска, она начинает покрываться трещинами. Максимальный срок «жизни» жемчужины как украшения не превышает 150 лет; это связано с высыханием органических слоев внутри нее.

Главные промыслы морского жемчуга сосредоточены в Персидском заливе, на острове Шри-Ланка (Манаарский залив), в Красном море, море Сулу (между Филиппинами и островом Калимантан), у берегов Австралии, Японии, вдоль побережья Венесуэлы, Панамы и Мексики, на острове Маргариты (Карибское море). Знаменитые банки жемчужниц облавливаются уже несколько столетий. Промысел до сих пор ведется большей частью примитивно: ныряльщик, вооруженный только ножом, уходит на глубину и может пробыть под водой обычно около 1 мин. В богатых местах один ловец собирает за день до 2000 раковин. Понятно, что занятие это очень трудное и небезопасное, поскольку на мелководье тропических морей обычны акулы.

К жемчужницам близко семейство *пинн* (Pinnidae). Пинны имеют характерную клиновидную форму, раковина лишена замковых зубов и достигает длины 30 см. У пинн хорошо развит биссусный аппарат. Наружная поверхность раковин обычно несет богатую скульптуру в виде радиальных ребер или множества изогнутых чешуек, собранных в радиальные ряды (рис. 79). К родам *пинн* (Pinna) и *атрин* (Atrina) относится около 20 видов, живущих на малых глубинах в Средиземном море, Атлантическом, Тихом и Индийском океанах.

Окраска раковин пинн красноватая или розоватая; внутренняя поверхность створок на половину длины раковины (считая от макушки) покрыта перламутровым слоем. Остальная, сильно расширенная часть раковины, лишенная перламутрового слоя, богата органическим веществом и потому довольно эластична.

После завершения планктонной личиночной стадии и оседания на грунт молодая пинна немедленно закапывается передней частью раковины, поэтому передний край постепенно стирается и эмбриональная часть раковин у взрослых ракушек никогда не сохраняется. Пинны живут в полупогруженном в дно виде, и задняя часть их раковины сильно приподнята над поверхностью грунта. Все основные органы моллюска располагаются в передней части, задняя же часть хрупкая и при сильном волнении моря легко обламывается. Впоследствии края мантии вновь восстанавливают разрушенные участки, причем довольно быстро: за три дня регенерирует 3—4 см раковины. Выброшенный штормом на поверхность дна моллюск может вновь зарыться в грунт. Это делается при помощи сильной струи воды, которая выбрасывается через передний конец тела вертикально вниз. Набирание воды в мантийную полость и выбрасывание струи ритмично повторяется до тех пор, пока животное не размоет ямку достаточной глубины.

В раковинах пинн иногда встречаются жемчужины красноватого или темного цвета. Однако

были добывали главным образом ради биссуса, который у них имеет вид густого пучка тонких шелковистых нитей желтоватого, коричневатого или синевато-пурпурного цвета. В составе биссусных нитей имеется белковое вещество, близкое к фиброину, входящему в состав натурального шелка. Длина биссусных волокон достигает 30 см, и раньше их использовали для изготовления тканей. Первые указания на использование биссусных нитей для прядильно-ткацкого производства относятся ко II и III вв. н. э. (Тертуллиан). Этот промысел был особенно развит в северной части теперешней Португалии, и ткани из биссуса под названием «ракушечного шелка» особенно ценились у арабов в конце первого тысячелетия новой эры. Позже производство этой ткани развилось в Италии, Далмации, на Мальте и отчасти во Франции. В XVIII в. из «ракушечного шелка» выделывали чулки, перчатки, кошельки, кружева, а также головные уборы, куртки и платья. Естественно, изделия из такого дорогого материала ценились очень высоко: в конце XVIII в. в Италии пара перчаток из «ракушечного шелка» стоила 20 золотых дукатов. Однако из-за ограниченных запасов сырья это производство никогда не имело широкого размаха.

В Индийском и Тихом океанах распространены немногочисленные виды сравнительно близкого к пиннам семейства *морских молоточков* (Malleidae). Такое название эти животные получили за причудливую и непривычную форму раковины, действительно похожей на молоток (табл. 20); кстати, латинское слово malleus и означает в переводе «молоток». Замковый край раковины сильно удлинен и лишен зубов, створки толстостенной раковины вытянулись наподобие рукоятки молотка. Перламутровый слой развит хорошо, и в раковинах моллюсков рода *маллеусов* (Malleus) иногда обнаруживают жемчужины. В некоторых районах даже ведется промысел маллеусов, но в этом отношении они сильно уступают настоящим морским жемчужницам.

ОТРЯД ПЕКТИНИДЫ (PECTINIDA)

В отношении внешнего разнообразия и формы раковин этот отряд более компактен, чем предыдущий, заметно уступает ему по числу семейств и включает два подотряда: *пектинин* (Pectinina) и *аномиин* (Anomiina).

Виды семейства *спондилид* (Spondylidae) имеют, как правило, очень эффектную раковину (табл. 20). Они, как и устрицы, цементируются к камням одной (нижней) створкой, а верхняя обычно украшена длинными шиповидными выростами, и если створки сомкнуты, с первого взгляда в этом колючем нарасте, сидящем на скале, трудно распознать двустворчатого моллюска. У спондилид хорошо развит лигамент, но он такой короткий, что расположен по существу перпендикулярно плоскости смыкания створок. В каждой створке спереди и сзади от лигамента сидит по одному мощному бугорковидному зубу; вся эта конструкция создает чрезвычайно надежное соединение створок. Край мантии расширен и при разомкнутых створках свисает, занавешивая просвет — вход в мантийную полость. Аддуктор только один, но очень мощный. Местами спондилид промышляют ради мяса. На Маршалловых островах из их раковин раньше делали деньги, выпиливая из створок кружки с отверстием посередине и нанизывая их на нитку.

Если спондилиды живут только в тропиках и субтропиках, то представители двух близких семейств Propeamussiidae и Pectinidae, известные под названием *морских гребешков*, распространены почти во всех морях и океанах на самых разнообразных глубинах вплоть до ультраабиссальных. Научно-исследовательское судно «Витязь» неоднократно проводило траление в Курило-Камчатском желобе Тихого океана, и с глубины 8100 м были подняты сравнительно крупные Delectopecten с тончайшими, хрупкими прозрачными створками раковин; пока это наибольшая глубина, на которой встречены морские гребешки.

Гребешки имеют округлую раковину с прямым замковым краем, который выдается спереди и сзади в виде угловатых выступов — ушек (рис. 81). Верхняя (левая) створка более плоская, нижняя (правая) более выпуклая. Поверхность раковины украшена радиальными или концентрическими ребрами (иногда одновременно и теми и другими), часто несущими шипы или чешуйки. У мелководных гребешков (Pecten, Chlamys, Flexopecten) раковина большей частью большая, твердостенная, окрашенная в розовый, белый, лиловый, красный цвета, часто с красивым пятнистым узором. У батиальных и абиссальных форм (Amussium, Propeamussium, Delectopecten) створки тонкие, хрупкие (табл. 20), просвечивающие, с тонкими наружными, а иногда и внутренними (редкий среди ракушек случай!) радиальными ребрами. Замковых зубов нет, но короткий лигамент развит хорошо и занимает глубокую треугольную ямку.

Нога у гребешков слабо развита, рудиментарна и представляет собой плотный пальцевидный вырост. Биссусное прикрепление свойственно гребешкам на ранних стадиях жизни. Взрослые животные обычно теряют эту способность, хотя известны и исключения: некоторые виды всю жизнь пользуются биссусом.

Из всех двустворчатых моллюсков гребешки, вероятно, самые подвижные животные, использующие такой необычный для ракушек способ передвижения, как плавание. Раковина обтекаемая, уплощенная и равносторонняя (т. е. перед-

ний и задний отделы ее равной длины). Единственный задний аддуктор четко дифференцирован на две части, одна из которых состоит из поперечнополосатых «быстрых» волокон, а другая — из гладких «медленных»; значение этих групп мышц мы уже выяснили раньше. Главную роль при плавании играет группа «быстрых» волокон. Края мантии несросшиеся, причем внутренняя складка мантийного края сильно расширена и снабжена короткими мышцами, которыми она прикрепляется к внутренней поверхности раковины; имеются здесь и продольные (концентрические) мышцы.

Гребешки способны выполнять два типа плавательных движений и характерное движение поворота. При нормальном плавании животное движется брюшным краем вперед, периодически хлопая створками. Продвигаясь вперед, гребешок одновременно движется и кверху. Происходит это следующим образом. Вода, находящаяся в мантийной полости, из-за наличия паруса (свисающего мантийного края) не может выйти через брюшной край и выбрасывается под углом спереди и сзади от спинного края; возникает реактивная тяга, толкающая моллюска брюшным краем вперед. Из-за того что парус левой (верхней) створки свешивается вниз над парусом правой, некоторый объем воды стекает вниз через брюшной край, что и вызывает движение кверху. В результате взаимодействия двух разнонаправленных сил моллюск двигается скачками вперед и вверх.

При внезапном раздражении животного можно видеть другую картину. Парус подтягивается и загибается внутрь мантии — теперь он не мешает выходу воды через брюшной край, и гребешок совершает резкий длинный скачок спинным (замковым) краем вперед.

Нормальное положение гребешка на грунте — левой уплощенной створкой вверх. Если перевернуть моллюска на другую сторону, статоцисты тотчас дают сигнал в ганглии. Тогда паруса принимают такое положение, что один из них — в данном положении верхний — нависает над другим; резкое захлопывание створок ведет к резкому выталкиванию воды через брюшной край вертикально вниз. Этот импульс толкает брюшной край вверх — и животное толчком переворачивается через спинной край, занимая первоначальное положение.

Средняя складка мантийного края несет многочисленные глазки́, число которых даже в пределах одного вида непостоянно. Эти фоторецепторы способствуют ориентации животного при плавании. Имеется также очень любопытное предположение, что свет, преломляясь через глазки́, освещает изнутри мантийную полость и играет некоторую роль в обмене веществ, способствуя использованию световой энергии. Некоторые западные исследователи даже именуют глазки́ гребешков «гелиофагами», т. е. «солнцеедами».

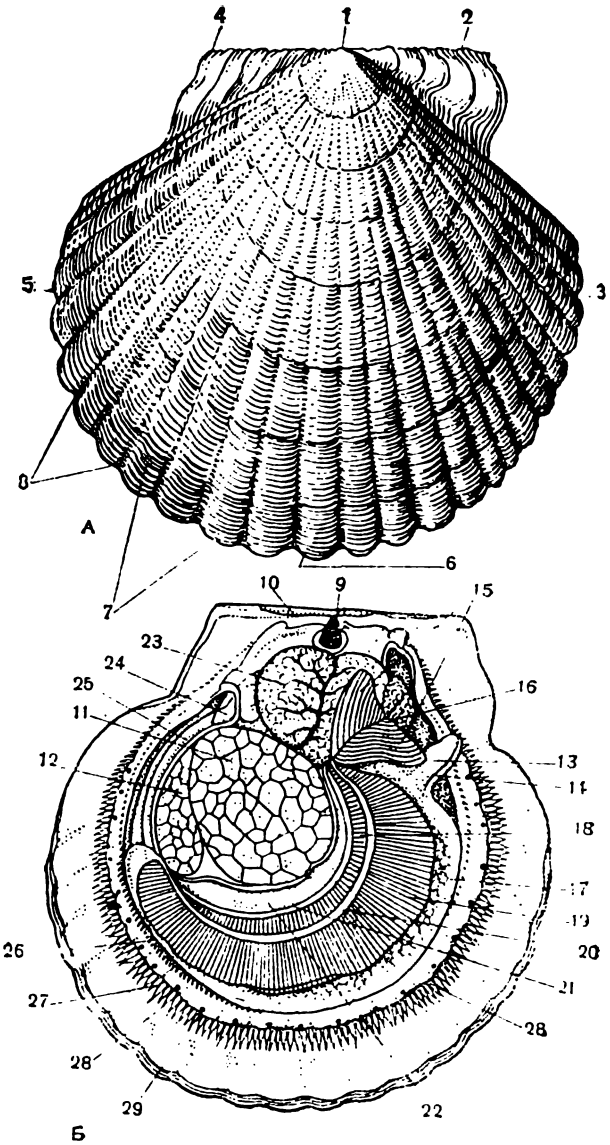


Рис. 81. Приморский гребешок (Patinopecten yessoensis): *А* — правая створка снаружи; *Б* — вид тела, правая створка удалена; *1* — макушка; *2* — переднее ушко; *3* — передний край раковины; *4* — заднее ушко; *5* — задний край раковины; *6* — брюшной край раковины; *7* — радиальные ребра; *8* — межреберные промежутки; *9* — внутренний лигамент; *10* — наружный лигамент; *11* — передний отдел аддуктора; *12* — задний отдел аддуктора; *13* — нога; *14* — биссусная бороздка; *15* — ротовые лопасти; *16* — рот; *17* — внутренностный мешок; *18* — восходящая пластинка наружной полужабры; *19* — восходящая пластинка наружной полужабры; *20* — верхний край восходящей пластинки наружной полужабры; *21* — жаберный сосуд; *22* — жаберная ось; *23* — печень; *24* — сердце; *25* — прямая кишка; *26* — свободный край паруса; *27* — парус левого листка мантии; *28* — мантийные щупальца; *29* — глазки на крае мантии.

На той же средней мантийной складке располагается множество тонких чувствительных волосовидных выростов, играющих роль органов осязания и стоящих на пути тока воды, направляющегося в мантийную полость.

У гребешков довольно много врагов, в частности морские звезды. Поскольку скачок крупного гребешка может достигать в длину полуметра и даже больше, такой способ передвижения эффективен при спасении от хищника. Одно только при-

косновение кончика луча морской звезды к чувствительной бахроме на краю мантии гребешка вызывает немедленный резкий скачок. Помимо обеспечения успешного бегства от врагов, способность к плаванию позволяет мелководным формам в жаркое время откочевывать в более глубокие, прохладные места, а зимой перемещаться ближе к берегам.

Гребешки питаются взвесью и мелкими планктонными организмами, извлекая пищевые частицы из воды, поступающей в мантийную полость. Один гребешок с диаметром раковины 4 см способен за 1 ч профильтровать около 3 л воды, а экземпляр размером 7 см — до 25 л за то же время, т. е. фильтрационная способность гребешков очень высока.

Особенно богат и разнообразен мир морских гребешков в водах прибрежных мелководий субтропической и умеренной зон Мирового океана. В морях Советского Союза живет сравнительно немного видов гребешков, причем наибольшее число их обитает в дальневосточных морях. На глубинах порядка 50 м в Японском море от Кореи до Сахалина и Южных Курильских островов живут хорошо известные дальневосточные гребешки: крупный (диаметр раковины до 20 см и даже больше) *приморский гребешок* (Patinopecten yessoensis) с белой радиально-ребристой раковиной (табл. 16) и очень красивый яркоокрашенный *гребешок Свифта* (Swiftopecten swifti) (табл. 20). В южной части Японского моря встречается *японский гребешок Фаррера* (Chlamys farreri nipponensis). В Беринговом, Охотском и в южной части Чукотского моря обитает *беринговоморский гребешок* (Chlamys beringianus), а также ряд других видов из того же рода. Беринговоморский гребешок наиболее обычен на глубинах от 50 до 100 м и встречается также у Тихоокеанского побережья Северной Америки к югу до Калифорнии.

В дальневосточных морях, в Баренцевом и Белом, а также в юго-западной части Карского моря (куда с запада проникают более теплые воды) обитает довольно большой (диаметр раковины до 8 см) *исландский гребешок* (Chlamys islandicus) (табл. 20). Он обычен также у берегов Исландии, Норвегии, Южной Гренландии, у Атлантического побережья Северной Америки. Встречается этот вид на глубинах до 100 м. Мясо гребешка очень вкусно, но промысел его в наших морях не ведется.

На мягких илистых грунтах Баренцева, Карского, Норвежского и Гренландского морей на глубинах более 100 м живут маленькие *пропеамуссиумы* (Propeamussium) с тонкой прозрачной раковиной, например холодноводный *гренландский гребешок* (P. groenlandicus) (табл. 13). Другой представитель близкого рода — *чешуйчатый гребешок* (Cyclopecten imbriferum) обитает в Северной Атлантике и на юго-западе Баренцева моря.

В Черном море встречается лишь один вид гребешков — *черноморский гребешок* (Flexopecten ponticus) (табл. 13), близкий вид (F. glaber) обитает в Средиземном море. Раковина черноморского гребешка диаметром до 5 см, ярко окрашенная в оттенки желтого, оранжевого, розового, красного цветов, с немногими сглаженными радиальными ребрами, известна каждому, кто бывал на берегах Черного моря. Этот гребешок обитает на глубине 50—60 м, главным образом в биоценозе ракушечника вместе с венерками, тапесами, модиолами и сердцевидками.

Мясо морских гребешков (точнее, их большой аддуктор, иногда также мантия) издавна считалось изысканным блюдом, его высоко ценили еще древние греки и римляне. В настоящее время почти во всех странах мира, особенно в приморских и островных, этих ракушек употребляют в пищу как в свежем, так и в мороженом, консервированном и сушеном виде. Промышляют почти все виды крупных прибрежных гребешков (пектенов и хламисов). В Атлантическом океане добывают *большого гребешка* (Pecten maximus) (табл. 16), *гребешка св. Якова* (P. jacobeus), *гребешка Магеллана* (Placopecten magellanicus) и другие виды.

Промысел морских гребешков успешно развивается в нашей стране, и их свежезамороженное или консервированное мясо находит широкий сбыт. Особенно популярен свежезамороженный продукт под названием «мускул гребешка». Основной объект промысла у нас в Японском море — крупный приморский гребешок. Этот вид живет долго — по самым скромным подсчетам, не менее 15—16 лет, когда он достигает размеров 18—20 см, однако такие большие особи попадаются редко.

У приморского гребешка половая зрелость наступает на третьем году жизни при размере 9—10 см. Размножение происходит летом (в июне — июле). За один сезон размножения самка в возрасте 5—6 лет выметывает до 30 млн. яиц, которые оплодотворяются в воде. Из яйца выходит велигер, который довольно скоро оседает на дно. Осевшая молодь обладает пропорционально развитой ногой, с помощью которой первое время активно ползает. Молодь в больших количествах заселяет прибрежные заросли водорослей, то прикрепляясь биссусными нитями, то активно двигаясь. К концу осени первого года жизни молодые моллюски достигают размера 7—10 мм; к этому времени нога у них уже заметно отстает в росте от остальных органов тела, и в этом возрасте они уже переходят к способу передвижения, свойственному взрослым гребешкам. Плотность поселений приморского гребешка у берегов Южного Приморья — до 7—10 особей на 1 м^2.

Ловят морских гребешков драгами, сачками, водолазы их собирают вручную. В богатом гре-

бешками месте за 6 ч работы один водолаз может собрать несколько тысяч ракушек.

В Японии в прошлом так интенсивно использовали запасы гребешков, что пришлось заняться искусственным разведением приморского гребешка, хотя это дело очень трудоемкое и дорогое (проще разводить сидячих мидий и устриц, чем активно плавающих гребешков). Молодь приморского гребешка собирают в местах нереста после оседания и пересаживают на бамбуковые палки — коллекторы, вместе с которыми их затем переносят в подходящие участки морского дна близ берега. Эти участки обычно огораживают сетями.

В мировой добыче ракушек морские гребешки занимают третье (после устриц и мидий) место: ежегодный объем промысла превышает 12 млн. т.

К гребешкам примыкают моллюски семейства *лимариид* (Limariidae, раньше их часто называли Limidae). Эти ракушки имеют изящную тонкоребристую овальную раковину (табл. 19), вытянутую не в продольном (передне-заднем), как у большинства двустворчатых моллюсков, а в поперечном (спинно-брюшном) направлении. Замковый край короткий и прямой, замковые зубы не развиты, лишь у некоторых видов замковый край изнутри зубчатый.

В строении тела лимариид имеется несколько своеобразных особенностей. В частности, если у прочих двустворчатых моллюсков нога направлена концом вперед, то у лимариид она повернута в противоположную сторону, т. е. назад. Конец ноги слегка как бы срезан и имеет ланцетовидную форму; биссусный канал находится не на брюшной, а на спинной стороне ноги, в середине ползательной поверхности он заканчивается ямкой. Эта ямка сообщается узкой бороздкой с воронкой на конце ноги, откуда лентовидные биссусные нити выходят наружу.

Мантия имеет такое же строение, как и у гребешков, с хорошо развитым парусом, но мантийные щупальца развиты гораздо сильнее. Число щупалец различно, но всегда велико — до 100. Щупальца покрыты ресничками и у одного животного имеют разную длину. Например, у *зияющей лимы* (Lima hians) самые длинные щупальца могут вытягиваться, достигая длины 7 см. Каждое щупальце состоит из двух частей: базальной, с гладкой поверхностью, и концевой, имеющей кольчатые насечки. Концевая часть разделена на множество участков мускульными перегородками; соседние участки сообщаются между собой посредством микроскопических пор. Такое строение обеспечивает щупальцам большую гибкость и подвижность и способность к автотомии (самоотрыванию). Оборванные щупальца легко и быстро восстанавливаются. Обычно щупальца обрываются у основания, но могут переламываться по каждой отдельной перегородке — септе. Поверхность щупалец покрыта многочисленными слизистыми железами, которые выделяют обильную клейкую слизь. Щупальца играют большую роль при плавании и в своеобразных движениях зарывания. Кроме того, щупальца регулируют пищевой ток воды, направляющийся в мантийную полость. Как и у гребешков, у лимариид развиты мантийные глазки, но гораздо слабее.

Большие жабры лимариид служат не только для дыхания, но и для фильтрации и отбора пищевых частиц. Отфильтрованный на жабрах пищевой материал попадает на ротовые лопасти, а с них, после дальнейшего отбора, в ротовую полость. В выведении переработанной взвеси из мантийной полости большую роль играют сокращения аддуктора, при которых накопившийся в мантийной полости осадок как бы выдавливается наружу. Экспериментально было доказано, что число сокращений аддуктора в единицу времени связано с мутностью воды: чем больше взвеси в воде, тем чаще сокращения.

Лимарииды раздельнополы, оплодотворение наружное. Свободноплавающая личинка имеет прямой замковый край с многими мелкими одинаковыми зубчиками. В момент оседания у внутреннего края мантии заметно несколько выпячиваний — зачатков щупалец. Молодое животное занимает на субстрате положение замковым и передним краем вниз. Длинная гибкая нога выдвигается с переднебрюшного края и прикрепляется к субстрату. Затем мускулатура ноги сокращается, створки смыкаются, щупальца противолежащих мантийных листков сближаются. После этого внезапным скачкообразным движением ракушка отрывается от субстрата и переходит к подвижному образу жизни.

Выражение «подвижный образ жизни» в применении к ряду видов двустворчатых моллюсков надо понимать так, что они могут вести подобный образ жизни, но на самом деле упомянутой возможностью пользуются редко. Вместо этого они, как, например, зияющая лима, строят гнездо, скрепляя биссусом куски битой ракуши, мелкие камешки, обломки кораллов (рис. 79). После того как этот материал скреплен сетями биссусных нитей, лима выстилает свой «домик» изнутри нежной пряжей из этих нитей, и он становится похожим на уютное птичье гнездо. Моллюск, живущий в таком гнезде, редко его покидает, выпуская наружу лишь густую подвижную бахрому мантийных щупалец.

Немало видов, которые гнезд не строят, как небольшие *белые северные лимы* (Limatula hyperborea) (табл. 13) или многие глубоководные формы, встречающиеся в открытых частях морей и реже на ложе океанов.

Вообще лимарииды живут на разных грунтах и глубинах, в тропиках и в холодных водах; они избегают мест с пониженным содержанием кислорода в воде и участков с опресненной водой.

К течению у лимарид отношение двойственное. Сильный ток воды вызывает мгновенную реакцию: щупальца резко сокращаются, створки захлопываются. Слабое течение для них, напротив, благоприятно, поскольку оно способствует смене воды и улучшает режим дыхания и питания. Несмотря на слабое развитие глазков, лимариды чувствительны к свету: если на затемненное животное направить луч света, оно сразу же поворачивается от источника света и уплывает. Этот поворот совершается без участия створок: конец ноги погружается в субстрат и, резко сокращаясь, поворачивает раковину. Экспериментально установлено, что светочувствительностью обладает сама поверхность ноги, что же касается щупалец, то они такой чувствительности не обнаруживают.

Небольшой подотряд *аномиин* (Anomiina) включает всего 4 семейства, из которых сравнительно широко известно два.

Семейство *плакунид* (Placunidae) включает *тропическую плакуну* (Placuna placenta). Этот моллюск имеет почти плоскую полупрозрачную раковину значительных размеров — диаметром до 15 см. Тропическая плакуна живет на скалистых грунтах в Индийском и в западной части Тихого океана. В Индии, Китае, на острове Сулавеси и на Филиппинах створки плакуны издавна употребляли вместо стекол в окнах домов. Конечно, рассмотреть, что делается на улице, сквозь такое стекло нельзя, но свет оно хорошо пропускает. Даже теперь в одной только Маниле для этой и других целей ежегодно добывают около 5 млн. этих моллюсков; здесь их даже разводят. Поскольку, несмотря на тонкостенность раковин, на их внутренней поверхности развит тонкий перламутровый слой, их размалывают в серебристый порошок, идущий на изготовление краски; мясо плакун употребляют в пищу.

Другое известное семейство — *аномииды* (Anomiidae). Все аномииды ведут прикрепленный образ жизни, цементируясь к скалам и камням правой створкой. Раковины видов родов *аномий* (Anomia) и *пододесмусов* (Pododesmus) округлые, правая плоская створка повторяет очертания предмета, к которому она прикрепляется. Замковые зубы отсутствуют, хорошо развит перламутровый слой.

Нога аномий состоит из двух отделов. Передний отдел, узкий и подвижный, имеет воронкообразное углубление на нижней стороне. Это углубление, как и у многих других ракушек, служит присоской, с помощью которой моллюск закрепляется на твердом субстрате и подтягивается вперед. Однако воронка хорошо развита лишь у молодых аномий; с возрастом, когда животное прикрепляется, она заполняется посторонними частицами и перестает действовать. Задняя же часть ноги, обособленная от передней, принимает участие в образовании биссуса, которым прикрепляются только что осевшие и выбравшие место для прикрепления моллюски. Позже биссус пропитывается карбонатом кальция и преобразуется в твердый стебелек, выходящий в отверстие на нижней створке. Молодь, у которой еще не произошло обызвествления биссусного пучка, может менять местоположение, причем момент окончательного прикрепления может быть сильно отодвинут от момента оседания, и молодые ракушки, особенно в искусственных условиях, ползают довольно длительное время.

Аномии, например Anomia ephippium, обычны для теплой и умеренной зон Атлантического океана, а в дальневосточных морях обитает *гигантская аномия* (Pododesmus macrochisma) (табл. 13). Размеры первого моллюска — 1—2, второго — до 10 см. Оба вида обитают на камнях и скалах прибрежной зоны и небольших глубин. Anomia ephippium встречается также в Средиземном море, в Черном очень редка.

ОТРЯД ФОЛАДОМИИДЫ (PHOLADOMYIDA)

Этот отряд, по составу во многом совпадающий с выделявшейся ранее группой — подотрядом аномальносвязочных (Anomalodesmata), — сравнительно небольшая, но довольно разнообразная группа. Представители этого отряда живут только в море. Для них характерен слабый замок, который может и совсем отсутствовать; лигамент в большей или меньшей степени пропитан карбонатом кальция. Мантийный синус широкий и глубокий, что свидетельствует о мощном развитии сифонов. Наружная полужабра нередко загнута вверх или редуцирована.

Представители отряда распространены очень широко. В морях нашей страны обитают виды четырех семейств: *морские ложечки* (Periplomatidae), *лионзииды* (Lyonsiidae), *пандориды* (Pandoridae) и *трациииды* (Thraciidae) (табл. 17).

Виды семейства морских ложечек имеют тонкую, хрупкую раковину с очень слабым замком; длина раковины обычно около 10 мм. На тонком песчаном грунте у берегов Флориды живет Periploma margaritaceum, особенности жизни которой хорошо изучены. Если ракушку положить на дно, через некоторое время створки приоткрываются и появляется лопатовидная нога, которая внедряется в грунт; за счет разбухания нижней части нога заякоривается, и моллюск, сокращая ее ретракторы, врезается брюшной частью полураскрытых створок в грунт. Затем нога проникает в дно глубже, цикл сокращений повторяется, и в несколько этапов животное зарывается; над поверхностью дна торчит только его заднеспинной конец. Но грунт, в который зарылся моллюск, очень тонкий, поэтому его мантийная полость оказалась забитой частицами грунта. Тогда пара

сифонов, из которых выводной (верхний) снабжен несколькими чувствительными щупальцами, высовывается и их выходные отверстия сокращением кольцевых мышц плотно закрываются. Затем наступает необычная ситуация: сифоны меняются ролями. Более мощный выводной сифон сильно раздувается от воды, которая перекачивается в него из мантийной полости. Приняв большой объем воды, выводной сифон резко сокращается, и вся масса воды с силой выносится через вводной (!) сифон, унося с собой грязь. Несколько таких движений очищают мантийную полость, после чего восстанавливается привычная картина: через нижний (вводной) сифон вода медленно поступает, а через верхний (выводной) — покидает мантийную полость.

Виды рода *пандор* (Pandora), имеющие неравностворчатую раковину, тоже обладают хорошо развитыми, хотя и короткими сифонами. Эти моллюски необычны в том отношении, что им, похоже, все равно, как они ориентированы в пространстве: они могут лежать на поверхности осадка как на правой, так и на левой створке, а могут и зарываться на небольшую глубину. В любом случае это малоподвижные животные. Раз зарывшись, пандора так долго пребывает на одном месте, что участки заднего отдела раковины у сифонов иной раз обрастают водорослями. Закапывание начинается из того положения, в котором пребывает моллюск; время, необходимое для полного зарывания, колеблется от 15 мин до 3 суток. Молодь имеет биссусную железу, которая с возрастом утрачивается.

К этому же отряду принадлежат причудливые тропические моллюски, входящие в семейство *морских лесенок* (Clavagellidae). Их маленькие тонкостенные раковины срастаются одной створкой (у рода Clavagella) или обеими (у рода Penicillius, иногда выделяемого в отдельное семейство) с длинной известковой трубкой — ложной раковиной, которая формируется не краем мантии, а сифонами (рис. 82), поэтому ее еще называют сифональной раковиной. Передний конец этой трубки, погруженный в грунт, несет ветвящиеся отростки либо короткие трубочки, а задний конец волнистый; трубка часто снабжена кольцеобразными разрастаниями разной величины и формы. Виды рода Brechites имеют дисковидно расширенный конец сифональной раковины с трубочками. Как и у большинства других зарывающихся форм, сифоны очень сильно развиты и составляют бо́льшую часть тела животного. Длина моллюска вместе с трубкой может доходить до 1 м при диаметре 2—3 см. Однако большинство видов значительно меньше и имеют длину 5—6 см, а некоторые — не более нескольких миллиметров. Сокращением мантийных мышц эти ракушки способны размывать грунт сильной струей воды, выходящей через педальное зияние (отверстие для выхода ноги).

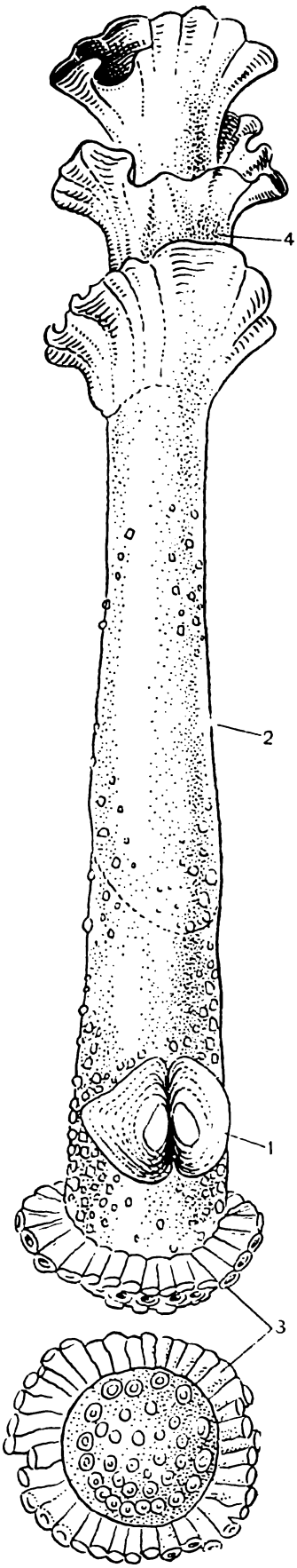


Рис. 82. Морская лесенка (Brechites giganteus):

1 — раковина; *2* — ложная (сифональная) раковина; *3* — нижний конец животного, погруженный в грунт; *4* — верхний открытый конец.

ОТРЯД ЛЮЦИНИДЫ (LUCINIDA)

Эта группа богата и разнообразна (около 30 семейств); ее представители живут повсеместно — как в море, так и в пресных водах.

Одна из обычных и массовых групп двустворчатых моллюсков морей северного полушария входит в семейство *астартид* (Astartidae). Астартиды в целом связаны с холодными и умеренными водами, где живут главным образом на шельфе (до глубины 200 м). Несколько видов известно также из антарктических вод.

Замок у всех астартид имеет сходное строение: по два кардинальных и по одному слабому латеральному зубу в каждой створке. Астартиды не имеют сифонов и потому не могут закапываться в мягкий грунт, на поверхности которого они живут (рис. 63). Молодь этих моллюсков служит обычной пищей для многих придонных рыб (камбалы, трески, пикши). Нередко встречаясь массами, астартиды играют значительную роль в донных сообществах Северной Атлантики, наших северных и дальневосточных морей.

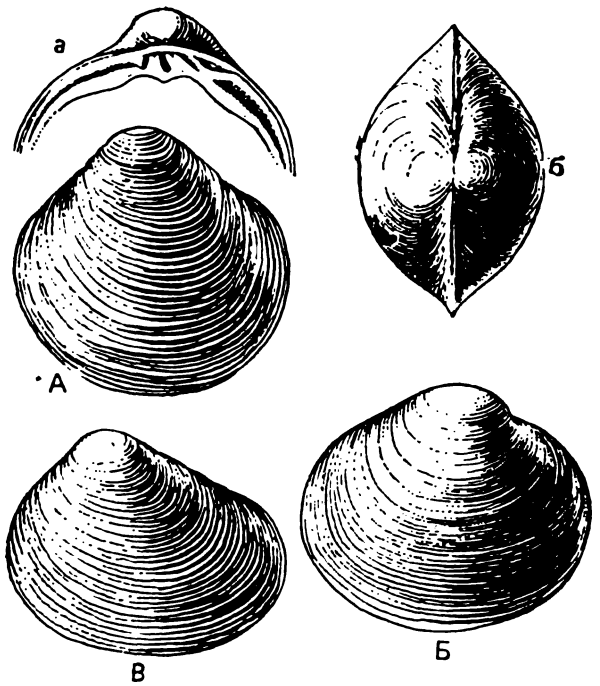


Рис. 83. Пресноводные двустворчатые моллюски:
А, а — восточная речная корбикула (Corbicula fluminea); *Б, б* — роговая шаровка (Sphaerium corneum); *В* — речная горошинка (Pisidium amnicum); *а* — замок с кардинальными и латеральными зубами; *б* — раковина со спинной стороны.

Обычно если яйца при нересте выметываются непосредственно в воду, число их очень велико. Астартиды в этом отношении составляют исключение, и связано это с тем, что яйца у них относительно большие (почти треть миллиметра в диаметре), богаты питательными веществами и снабжены двумя защитными студенистыми оболочками. После оплодотворения оболочки сильно набухают, верхняя становится клейкой, и яйцо прилипает к твердому субстрату. Эмбрионы быстро развиваются, и молодь выходит из яйца, минуя плавающую стадию.

Для краевых морей Северной Атлантики и Баренцева моря характерна *зубчатая астарта* (Astarte crenata). Она имеет толстостенную желтоватую или коричневатую раковину длиной около 3 см, мелкозубчатую по внутреннему краю (табл. 13). Живет этот вид на мягких илистых грунтах, в Белом море и морях Сибири отсутствует.

Северная астарта (A. borealis) имеет более крупную (до 5 см) раковину, более массивную и покрытую грубым коричневым периостракумом: концентрических ребер почти нет (табл. 13). Этот вид обитает на мелководьях всех морей северного полушария.

Почти всесветное распространение имеет *арктическая гиателла* (Hiatella arctica) — представитель семейства *гиателлид* (Hiatellidae). Это небольшой (до 5 см, обычно меньше) моллюск с грубой толстостенной, неправильной формы раковиной, зияющей (открытой) на обоих концах и лишенной замковых зубов (иногда присутствует рудимент одного зуба) (табл. 17). Мантия у гиателлы сильно мускулизованная, сросшаяся почти на всем протяжении, за исключением небольших отверстий для ноги и сифонов. Сильно растяжимые сифоны соединены один с другим и разделены только на концах. Отверстие каждого сифона окружено двойным рядом коротких щупалец, число которых достигает 40.

Образ жизни гиателлы своеобразен, причем молодь в этом отношении отличается от взрослых животных. Молодые особи после оседания способны быстро ползать, причем склонны ползти от источника света в менее освещенную сторону. Среди зрелых моллюсков бывают как сверлящие, так и несверлящие формы. Последние часто встречаются среди биссусных нитей мидий и модиол и прикрепляются собственным биссусом к раковинам этих моллюсков. Сверлящие формы встречаются на сравнительно мягких грунтах. Они сверлят вертикальные поверхности или, в крайнем случае, наклонные; на горизонтальных плоскостях эти моллюски встречаются редко. В норке ракушка ориентирована так, что ее передне-задняя ось совпадает с осью сверления, сифоны заметно выдаются из норки. Сам процесс сверления осуществляется, вероятно, механически — за счет трения створок о породу; но для этого необходимо, чтобы противоположный конец «сверла» (раковины) был прочно зафиксирован. Эта фиксация осуществляется необычным способом. У гиателл в качестве гидроскелета выступает не жидкость, входящая в состав тканей (как это обычно бывает), а вода, находящаяся в мантийной полости. Когда оба сифона и брюшная щель замыкаются, внутренние мышцы (вспомним, что мантия сильно мускулизована), резко напрягаясь, перегоняют воду в основания сифонов, которые от этого вздуваются и упираются в стенки норки, давая точку опоры для сверления. К тому же норка не цилиндрическая, а коническая, по мере ее углубления моллюск растет, и вместе с ним увеличивается и диаметр норки.

Как это ни кажется странным на первый взгляд, с астартидами в дальнем родстве состоят известные многим мелкие пресноводные моллюски семейств Pisidiidae, Euperidae, обычно объединяемые под общим названием *шаровок* или *горошинок* (рис. 83, *Б, В*). Некоторые формы не так уж малы (длина раковины *речной шаровки* — Sphaerium rivicola достигает 2,5 см), но вообще моллюски этой группы действительно отличаются малыми размерами — нижний предел длины раковины меньше 2 мм.

Шаровки «живородящи»: их яйца развиваются в выводковых камерах, имеющихся на внутренних жабрах, и из материнской особи выходят вполне

сформированные маленькие моллюски. Число молодых ракушек, могущих одновременно развиваться внутри одного материнского организма, чаще всего не превышает 10—15. Связано это с тем, что хищник может их проглотить только вместе с материнской особью, т. е. здесь имеется ярко выраженная забота о потомстве (вспомним, что у наяд, глохидии которых выметываются прямо в воду, число этих личинок измеряется сотнями). В отличие от наяд, горошинки — гермафродиты.

Эти маленькие ракушки встречаются в пресных водоемах повсеместно на всех материках, кроме Антарктиды. В жаркое время многие пруды, а тем более лужи могут пересыхать. Поэтому у тех видов, которые приурочены к непроточной воде, развилась способность долгое время переносить высыхание. Некоторые виды шаровок способны существовать без воды, зарывшись в ил, до полугода.

Ряд видов рода *горошинок* (Pisidium) освоили необычный для двустворчатых моллюсков тип биотопа: они живут в заболоченных почвах, и им для дыхания и питания хватает того мизерного количества воды, которое содержится в промежутках между частицами почвы.

Чисто морское семейство *тиазирид* (Thyasiridae) отдаленно напоминает горошинок главным образом формой и размером раковины, хотя известны тиазириды с диаметром раковины до 70 мм. У тиазирид хрупкая округлая раковина, часто с радиальной складкой или килем; замковые зубы отсутствуют.

Ток воды в мантийной полости тиазирид сквозной: вода входит через передний конец тела, а выходит через задний. Сифоны отсутствуют, но вместо сифона эти ракушки приспособили... цилиндрический канал, который они строят в толще грунта, выстилают его слизью и периодически прочищают ногой, которая действует как банник в руках артиллериста, когда он чистит ствол орудия. С помощью ноги тиазириды и создают этот канал. Нога тонкая, длинная, цилиндрическая, на конце несет утолщение, способное раздуваться при поступлении туда гемолимфы. При максимальном растяжении длина ноги может превышать длину раковины в 8—10 раз. Когда створки сомкнуты, нога помещается в мантийной полости, образуя один-два изгиба.

Живут тиазириды, как следует из сказанного, в толще грунта, куда погружаются на глубину, равную длине вытянутой ноги (рис. 64).

Близкое к тиазиридам семейство *люцинид* (Lucinidae) включает около 200 видов. Они распространены преимущественно в тропических морях. В отличие от тиазирид, у люцинид хорошо развит цилиндрический анальный сифон; вводной сифон отсутствует и, как и у тиазирид, замещен слизистой трубкой.

Люцииды, часто образующие плотные скопления, играют значительную роль в питании рыб, а некоторые виды используются в пищу и человеком. Много крупных и красиво окрашенных представителей, как *тигровая люцинида* (Codakia tigerina) (табл. 20), достигающая длины 12 см, обитают в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. В Черном море встречаются два представителя люцинид — это небольшие по размерам Divaricella divaricata и Loripes lucinalis.

Очень красиво окрашены небольшие (длиной до 5 см) раковины представителей семейства *донацид* (Donacidae). Раковины имеют вытянутую округло-треугольную форму, макушка их сильно сдвинута к заднему концу. Окраска у донацид разнообразная. Характерный элемент окраски — яркие расходящиеся цветные лучи, идущие от макушек к брюшному краю. Виды рода *донаксов* (Donax) называют морскими бабочками, и действительно, если взять пару соединенных створок и расположить их в одной плоскости, они напоминают крылья ярких бабочек. Сходство усиливается благодаря тому, что поверхность створок гладкая и очень блестящая.

Отсутствие скульптуры на раковинах и сильный сдвиг макушек к их заднему концу связаны с особенностями биологии донаксов. Они не только хорошо закапываются в грунт, но и способны двигаться в его толще. При передвижении в столь плотной среде основную роль играет нога. Поэтому она очень сильная и большая и размещается в передней, удлиненной части раковины. Полированная поверхность сильно уплощенных створок сводит к минимуму сопротивление среды при движении. Зарываются эти ракушки неглубоко, но полностью, и над поверхностью дна торчит только пара сифонов. Вводной сифон значительно длиннее анального и способен к сильному растяжению. На его конце имеется 6 притупленных лопастей, между которыми расположены перистые выросты. В сифон затягивается очень большое количество материала, включая и несъедобные минеральные частицы. После сортировки на жабрах и ротовых лопастях весь несъедобный материал и часть съедобного (излишки) выводится через анальный сифон в виде псевдофекалий. В процессе выведения последних принимают участие и аддукторы, сокращения которых как бы выжимают из жабр накопившийся в них материал.

Живут донациды преимущественно близ берегов на малых глубинах в умеренной и тропической зонах. Всего известно около 50 видов донацид. В Черном море встречается два вида: Donax trunculus и *исчерченный донакс* (D. semistriatus) (табл. 20).

Некоторые представители отряда люцинид перешли к комменсализму — форме сожительства двух организмов, при которой один организм живет на поверхности другого и использует либо

Рис. 84. Комменсал лептонида псевдофитина (Pseudophytina rugifera), прикрепившаяся к брюшку морского десятиногого рака.

остатки пищи хозяина, либо те или иные преимущества, возникающие в результате подобного образа жизни (например, передвижение). При этом никаких серьезных неприятностей хозяину комменсалы не доставляют.

В качестве примера комменсализма можно указать также на виды из семейств *лептонид* (Leptonidae) и *монтакутид* (Montacutidae). Отличаясь малыми размерами (что для комменсалов вполне естественно), они живут на жабрах и конечностях некоторых десятиногих ракообразных (рис. 84), на панцирях морских ежей, в трубках морских многощетинковых червей и т. д. Когда хозяин движется, он поднимает со дна тонкий детрит, которым питаются комменсалы. Между иглами морских ежей застревают органические частицы, которые также идут в пищу этим мелким моллюскам. Помещенные в аквариум монтакутиды малоподвижны; если же в этот аквариум пустить морского ежа, моллюски довольно быстро выясняют с помощью хеморецепторов его местонахождение и ползут в его сторону. Ориентация облегчается благодаря тому, что вводной ток у монтакутид на переднем конце раковины. Члены рода Devonia — комменсалы голотурий, Mysella — офиур, а *энтовальва* (Entovalva mirabilis) живет даже в пищеводе голотурий; это первый заметный шаг к паразитизму. Недавно описан небольшой моллюск Pseudophytina muris с изогнутой наподобие бумеранга раковиной, живущий под спинными пластинками — элитрами крупных многощетинковых червей афродит (Aphrodita japonica). У этого моллюска огромные жабры, сифонов нет, ток воды сквозной. Причем моллюск не свободно лежит под элитрами афродиты, а прикрепляется к ним очень тонкими биссусными нитями.

ОТРЯД КАРДИТИДЫ (CARDITIDA)

Маленькая группа, включает всего 5 семейств. Они живут на поверхности осадка, не зарываясь в него, о чем свидетельствует открытая мантия и отсутствие сифонов. Нога хорошо развита и имеет биссусную железу. Замок мощный, что характерно для видов, живущих открыто. Кардитиды обитают преимущественно в теплых тропических морях на небольших глубинах. Виды рода *кардит* (Cardita) раздельнополы и проявляют заботу о потомстве (табл. 20). Самки вынашивают зародышей в промежутках полужабр, где имеются шаровидные выводковые сумки. Число зародышей у одной самки колеблется от 12 до 50.

ОТРЯД ВЕНЕРИДЫ (VENERIDA)

Последний и самый большой по объему (около 40 семейств) отряд из надотряда настоящих пластинчатожаберных включает 5 подотрядов и огромное число родов и видов, живущих как в море, так и в пресных водах, хотя последних гораздо меньше, чем первых.

Вероятно, одно из самых известных и популярных семейств среди всего класса — это семейство *тридакнид* (Tridacnidae), к которому относятся самые большие двустворчатые моллюски (табл. 19). Это характерные обитатели тропических мелководий, особенно тесно связанные с зоной распространения коралловых рифов в Индийском и Тихом океанах. К семейству принадлежат всего два рода: род *тридакн* (Tridacna) (рис. 85) и род *гиппопусов* (Hippopus), и не более двух десятков видов.

Поистине «царь-ракушкой» можно назвать *гигантскую тридакну* (Tridacna gigas), достигающую длины почти 1,5 м и массы 250 кг; причем масса собственно тела таких гигантов не превышает 30 кг, остальное приходится на раковину. Возраст подобных патриархов, по разным оценкам, — 100, 200 и даже 300 лет.

Большой Барьерный риф у берегов Восточной Австралии — настоящее царство тридакн. Необозримые мелководные пространства, занятые зарослями всевозможных кораллов, пронизанные солнечными лучами и кишащие жизнью, предоставляют для тридакн все условия для процветания.

Однако тридакны интересны не только огромными размерами. Например, их нормальная ориентация — брюшной стороной вверх, т. е. спинная, более толстая и тяжелая часть раковины покоится на грунте,— ситуация, прямо противоположная той, которая характерна для подавляющего большинства двустворчатых моллюсков. Необычная ориентация тела привела к большим изменениям в расположении различных органов, а отчасти и к морфологическим преобразованиям. Как известно, биссус выделяется ногой и отверстие для нитей располагается обычно в брюшной части раковины. Но тридакны обращены брюшной частью вверх — крепиться биссусу, если бы он выходил через брюшную часть, просто не к чему. И тридакны, образно говоря, повернулись внутри раковины на

180°. Теперь нога оказалась близ спинной части, и биссусное зияние «прорезалось» близ макушки; вводной (нижний) сифон в виде продольной щели сместился в переднебрюшной отдел, а выводной в виде трубки занял место на середине брюшного края. Единственный (задний) аддуктор сместился ближе к брюшному краю (рис. 85). Края мантии очень сильно расширены и плотно срослись на всем протяжении, кроме трех участков, где располагаются два сифональных отверстия и зияние для выхода биссуса. Когда створки приоткрыты, то в яркий солнечный день края мантии сверкают и переливаются зелеными, синими, пурпурными красками.

В утолщенном крае мантии живет громадное число одноклеточных водорослей — зооксантелл. Хотя тридакна по способу питания — фильтратор, она питается и собственными зооксантеллами, которых «разводит» в освещенных солнцем тканях края мантии. Отсюда зооксантеллы попадают в другие части мантии, а также в аддуктор и в гемолимфу. Зооксантеллы на разных стадиях переваривания всегда имеются внутри фагоцитов в кишечнике и желудке тридакн.

Человек, бродящий по рифу, может не только пораниться об острые края раковины погруженной в грунт гигантской тридакны, но и оказаться в ловушке, попав ногой между створками. Однако занимающиеся промыслом полинезийцы успевают просунуть внутрь раковины руку с ножом и перерезать аддуктор, прежде чем моллюск захлопнет створки. Раковины и мясо тридакн использовались народами Океании издавна. Крепкая раковина заменяла им в какой-то мере строительный камень, которого жители коралловых островов не знали. Из нее делали топоры, рыболовные крючки, саму раковину использовали как сосуд для жидкостей и выпаривания морской воды. Из толстых створок выпиливали кружки, имевшие значение денег: за один такой круг можно было купить свинью или несколько сотен кокосовых орехов. Сейчас раковины тридакн служат лишь излюбленным украшением садов и дворов на островах Фиджи, Таити и др.

Семейство *сердцевидок*, или *кардиид* (Cardiidae), — обширная группа мелководных, преимущественно тепловодных форм. Они обнаруживают большое разнообразие, в связи с чем это семейство иногда разделяют на несколько самостоятельных семейств. Для кардиид характерна раковина, действительно напоминающая по форме сердце (рис. 86), с радиальными ребрами, часто украшенная шипами или чешуйками. Замок хорошо развит, обычно с двумя кардинальными и с передними и задними латеральными зубами в каждой створке. У солоноватоводных видов семейства *лимнокардиид* (Limnocardiidae) зубы частично редуцированы. Изящны раковины тропических родственников сердцевидок — членов семейства *фрагид* (Fragidae). Это виды рода *фрагумов* (Fragum), рода *коркулюмов* (Corculum), рода *семикардий* (Hemicardia), рода *папиридей* (Papyridea) и рода *трахикардиумов* (Trachycardium) (табл. 14).

Мантия у сердцевидок открытая, сифоны короткие, причем выводной короче вводного; оба сифона несут венчики подвижных чувствительных щупалец, на концах которых имеются глазки, способные реагировать на различную интенсивность освещения. Нога очень хорошо развита, и с ее помощью моллюски не только ползают и быстро закапываются, но и могут подпрыгивать на несколько сантиметров, спасаясь от врагов. Наиболее постоянные их враги — морские звезды (рис. 87), а также многие рыбы, питающиеся в основном молодью ракушек; у больших экземпляров рыбы часто откусывают ногу.

Сердцевидки съедобны, и некоторые виды служат объектом промысла: это в первую очередь *съедобная сердцевидка* (Cerastoderma edule) и *сердцевидка Ламарка* (C. lamarcki).

На илистых грунтах мелководий северных и дальневосточных морей хорошо известен массо-

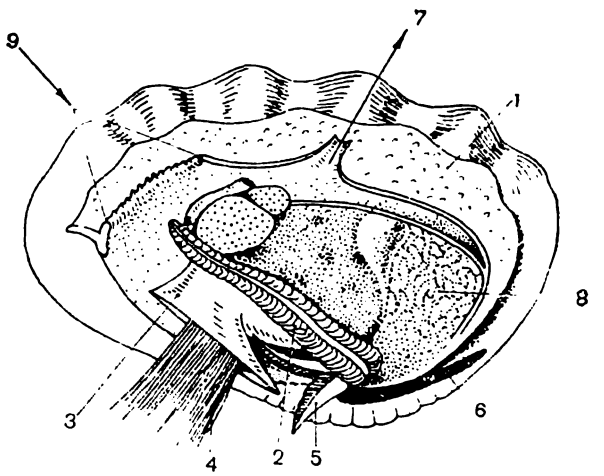


Рис. 85. Тридакна (Tridacna crocea):

1 — край мантии; *2* — жабра; *3* — нога; *4* — пучок биссусных нитей; *5* — ротовые лопасти; *6* — лигамент; *7* — выводной трубчатый сифон; *8* — задний аддуктор; *9* — вводной сифон в виде продольной щели. Тело моллюска ориентировано так, как оно сидит в грунте (брюшной стороной кверху); правая створка удалена, правый листок мантии частично удален

Рис. 86. Сердцевидки:

А, Б, В — сердцевидка Ламарка (Cerastoderma lamarcki) (*А* — из Черного моря, *Б* — из Каспийского моря, *В* — из Азовского моря); *Г* — съедобная сердцевидка (C. edule).

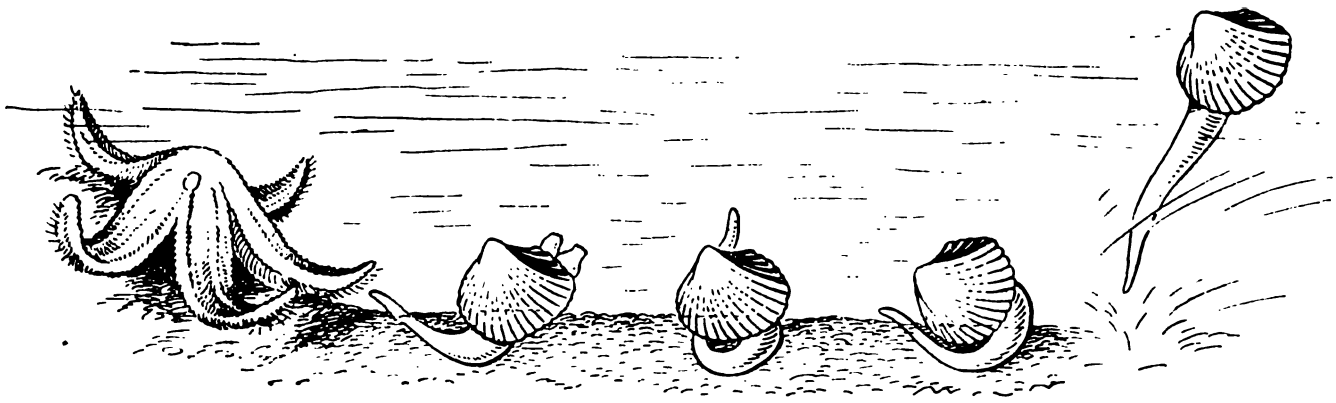


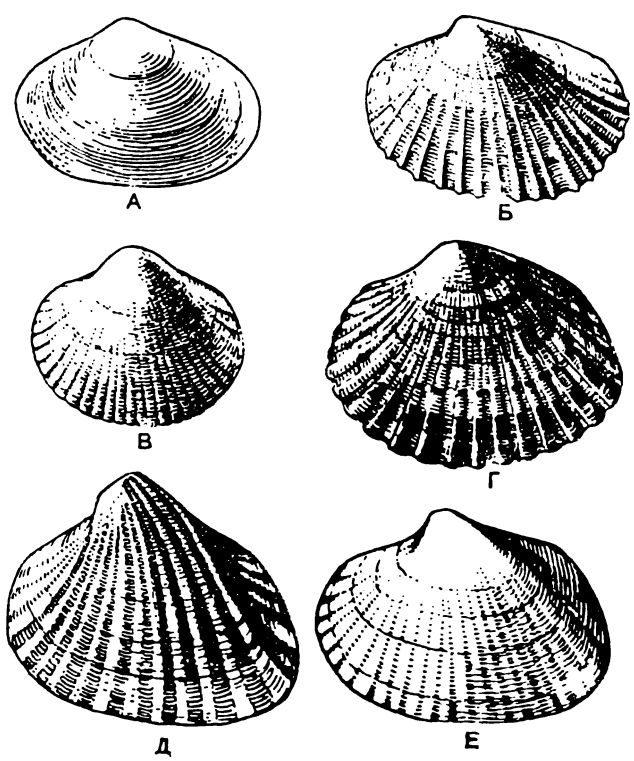
Рис. 87. Движения сердцевидок акантокардий (Acanthocardia echinatum), спасающихся от морской звезды.

вый вид — *волосатая сердцевидка* (Clinocardium ciliatum) (табл. 15). В последнее время род *клинокардиумов* (Clinocardium) и близкие группы выделяют в отдельное семейство Clinocardiidae. Сердцевидка волосатая имеет раковину длиной до 6 см, сероватого цвета, а ее приостренные ребра несут ряды волосков.

Не менее известен холодноводный *гренландский серрипес* (Serripes groenlandicus), достигающий длины 10 см (табл. 15). Сильная длинная изогнутая нога, по нижнему краю которой сидят зубцы (слово «серрипес» в переводе и означает «имеющая зазубренную ногу»), способна вытягиваться очень сильно, и ее часто откусывают донные рыбы, поскольку сам моллюск для них слишком велик. Однако нога вновь отрастает. Гренландских серрипесов во множестве поедают моржи.

Рис. 88. Солоноватоводные сердцевидки южных морей СССР:

А — Hypanis vitrea; *Б* — H. plicata; *В* — H. caspia; *Г* — H. colorata; *Д* — Didacna trigonoides; *Е* — D. protracta.



Лимнокардииды обитают в Каспийском, Аральском, а также в опресненных участках Азовского и Черного морей. К этому семейству относятся род *гипанисов* (Hypanis) с тремя подродами и род *дидакн* (Didacna) (рис. 88). Это реликты более богатой сарматской фауны, обитавшей на юге нашей страны в прежние геологические эпохи. Лимнокардииды, кроме крупных дидакн, служат пищей многим каспийским придонным рыбам, в том числе осетровым.

Большая группа умеренно теплолюбивых и тропических ракушек, объединяемых в надсемейство *теллиноидей* (Tellinoidea), включает несколько семейств, из которых более известны собственно *теллиниды* (Tellinidae), *псаммобииды* (Psammobiidae) и *скробикулярииды* (Scrobiculariidae); иногда последнее семейство обособляют в отдельное надсемейство. Теллиниды имеют легкую тонкостенную раковину округлой или удлиненно-овальной формы, без резкой скульптуры.

Понятно, что животным с тонкостенной раковиной трудно жить открыто. Нога у теллинид сильная, подвижная и уплощенная с боков. Если ракушку поместить на грунт, нога немедленно высовывается и углубляется в грунт. Моллюск приподнимается спиной вверх, ретракторы ноги сокращаются, и раковина исчезает в слое осадка. Весь процесс зарывания продолжается не более полминуты. Для теллиноидей характерно наличие пары очень подвижных длинных сифонов. Вводной сифон может сильно удлиняться, вчетверо (у настоящих теллинид) превышая длину раковины. Сифоны не связаны один с другим. Когда моллюск погружен в грунт, вводной сифон, изгибаясь и извиваясь, шарит по поверхности осадка, как шланг пылесоса, и затягивает все, что попада-

ет в поле его досягаемости. Выводной сифон значительно короче вводного и лишь слегка выступает над дном.

Раковины теллинид часто нежно окрашены как снаружи, так и изнутри, как у ярко-розовой тропической *фараонеллы Перье* (Pharaonella perieri) (табл. 20) или как у атлантическо-средиземноморских, живущих и в Черном море видов: желтая — у *хрупкой гастраны* (Gastrana fragilis) (табл. 15), розовая у мелких *ангулюсов* — Angulus fabula и A. donacinus (табл. 15).

Небольшие размеры и тонкостенная раковина делают теллиноидей излюбленной пищей придонных рыб, в частности камбалы; некоторые виды потребляются в пищу и человеком.

В наших северных морях теллиниды представлены видами рода *макома* (Macoma), у которых отсутствуют латеральные зубы, раковина округлотреугольная, а сифоны на редкость активны и подвижны. Как на севере, так и в дальневосточных морях широко распространена *известковая макома* (M. calcarea) (табл. 15). Она нередко образует массовые скопления на мягких заиленных песках, опускаясь на глубину не более 120 м. Не менее известна *балтийская макома* (M. balthica). Эта маленькая (до 2 см) белого, розового или желтоватого цвета ракушка (табл. 15) — массовая форма илисто-песчаных пляжей литоральной зоны.

Испытывая постоянное воздействие приливов и отливов, балтийская макома обратила себе на пользу периодическую смену обстановки. Во время отлива, когда слой воды мал, моллюск всасывает пищевые частицы, обшаривая дно на площади около 4 см². Когда наступает прилив, несущий с собой обильную взвесь, макома перестает шарить сифоном по дну и слегка сокращает его. Укороченный вводной сифон теперь ориентирован вверх и почти неподвижен: в это время он интенсивно вбирает воду, богатую пищевыми частицами. Таким образом, макома во время прилива ведет себя как потребитель взвеси, а в отлив — как активный собиратель детрита.

Одна из самых крупных теллинид наших морей — *желтая перонидия* (Peronidia lutea) — достигает длины 10 см (табл. 15). Этот вид обитает во всех наших дальневосточных морях, а также в Чукотском море и вдоль западных берегов Северной Америки.

Виды семейства *псаммобиид* (Psammobiidae, они же Sanguinolariidae, Gariidae или Asaphidae) имеют раковину длиной до 8—10 см. К этому семейству относится около 100 видов, живущих на небольших глубинах, преимущественно в тропиках. Несмотря на название (слово «псаммобия» означает «живущая в песке»), они предпочитают илистые грунты. Их удлиненно-овальные раковины не могут смыкаться — «зияют» как спереди, так и сзади; они окрашены в коричневые и фиолетовые тона. Близ берегов в южной части Охотского и в Японском море довольно обычна *оливковая кровянка* (Nuttallia olivacea) (табл. 15), которая выносит значительное опреснение и заходит в эстуарии рек.

Внутреннее строение псаммобиид примерно такое же, как и теллинид, но сифоны у них короче и шире; вводной сифон не собирает донный осадок с поверхности дна, а просто засасывает воду. Возле вводного отверстия этот сифон несет шесть широких выростов, к каждому из которых по всей длине сифона тянется нерв, т. е. эти выросты, очевидно, контролируют качество поступающей воды.

Из семейства *скробикулярид* (Scrobiculariidae) наиболее известны виды рода *абр* (Abra). Способ питания и строение сифонов у них примерно такие же, как у теллинид, но при недостатке кислорода в придонном слое воды абра может вытянуть вводной сифон на длину 2—3 см и набрать воду из более высоких горизонтов.

В наших южных морях живет *овальная абра* (A. ovata). Это небольшой моллюск (не более 2,5 см) с тонкостенной треугольно-овальной раковиной, слегка зияющей на обоих концах (табл. 15). Вводной сифон, как и у макомы, подвижен и собирает осадок с дна. В связи с этим у абры средняя кишка очень длинная: пока непереваренные частицы проходят столь длинный путь, они успевают плотно спрессоваться в крупные удлиненные комочки и в таком виде удаляются. Пакетирование фекалий в так называемые пеллеты, которые долго сохраняют форму, предотвращает вторичное их засасывание вводным сифоном: пеллеты слишком велики и тяжелы.

Овальная абра живет на илистых грунтах на глубинах, не превышающих 40 м; она выдерживает сильные понижения солености (до 2‰), а также недостаток кислорода. Вид исконно живет в Черном и Азовском морях, но для улучшения кормовой базы рыб, в основном осетровых, был перенесен из Азовского моря в Каспийское. Здесь абра прижилась, расселилась и теперь устойчиво входит в кормовой рацион многих придонных рыб. Наибольшая плотность поселений вида в Каспии составляет 7000 экземпляров на 1 м² дна при биомассе 300 г на 1 м².

Богатый видами подотряд *венерин* (Venerina) включает не менее 15 семейств и имеет всесветное распространение.

Исландская циприна (Arctica islandica), известная также под старым названием Cyprina islandica (табл. 15), из семейства *арктицид* (Arcticidae) — единственный современный представитель рода *арктик* (*циприн*) (Arctica). Это относительно тепловодный североатлантический моллюск, обитающий также в западной части Баренцева моря и в наиболее теплых участках Белого. Циприна имеет довольно большую (длиной до 12 см) раковину, покрытую лоснящимся коричневым перпост-

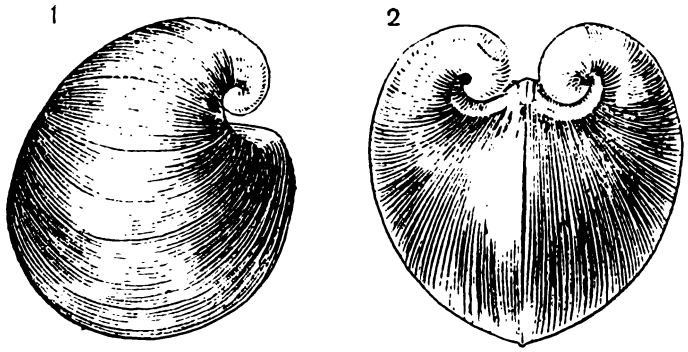


Рис. 89. Морское сердце (Glossus humanus):
1 — правая створка; *2* — вид спереди.

ракумом. Замок сложный, с хорошо развитыми зубами. Мантийный край образует два коротких сифона, отверстия которых окружены нежными папиллами. Нога короткая, но мощная; животное с ее помощью быстро зарывается в грунт.

Благодаря приуроченности к относительно теплым водам циприна служит хорошим показателем распространения теплых атлантических вод в прошлом. В эпоху теплого Литторинового моря вид был распространен шире, чем теперь, и на востоке доходил до Таймыра.

Молодыми ципринами питаются многие донные рыбы, а взрослыми — морские птицы, например серебристая чайка. Расколоть клювом раковину ей не под силу, поэтому чайка, нырнув, достает ракушку и, взлетев, роняет ее на прибрежные камни, о которые разбиваются даже самые большие и толстостенные раковины. После этого чайка без помех склевывает тело моллюска.

В Средиземном море и Атлантическом океане живет моллюск, носящий название *морское сердце* (Glossus humanus), относящийся к роду *глоссусов* (Glossus) семейства *глоссид* (Glossidae). По форме раковины он действительно напоминает сердце человека, хотя родовое название «глоссус» (от греч. «глосса») означает «язык». Раковина тонкостенная, сильно вздутая, длиной до 5 см, имеет выпуклые, сильно закрученные макушки (рис. 89). Вздутая раковина и слабо развитая нога свидетельствуют о жизни глоссусов на мягких грунтах; у них имеется пара коротких и малоподвижных сифонов. Отверстия сифонов обрамлены многочисленными щупальцами: вводного — двумя рядами, выводного — одним рядом. Поразительно, что сифоны глоссуса ведут себя как ушные раковины многих млекопитающих: еще в середине прошлого века установлено, что на легкое постукивание по стенке аквариума, где сидят моллюски, сифоны тут же реагируют, поворачиваясь в сторону источника звука или вибрации. Одно из возможных объяснений этого факта заключается в том, что в природе вибрация может исходить от проплывающей над дном рыбы, которая движением воды поднимает муть. Эта муть состоит в основном из пищевых частиц, которые и затягиваются вводным сифоном. Глоссусы зарываются в донный осадок, но неглубоко — примерно на треть высоты раковины. На раковинах взрослых ракушек часто поселяются актинии.

Семейство *корбикулид* (Corbiculidae) — одна из немногих групп отряда венерид, проникших в пресные воды; живут они и в солоноватых водоемах, но в полносоленых морских водах отсутствуют. Большинство видов приурочено к прибрежным районам, в глубь континента корбикулиды проникают лишь в Азии и Африке (род *корбикул* — Corbicula).

В пределах нашей страны встречаются два вида корбикул. *Западная речная корбикула* (C. fluminalis) живет в заливах Южного Каспия, в нижнем течении и дельте Амударьи, в долине Куры, в озере Аджикабул, в арыках близ Ашхабада и в реке Мургаб; вне СССР — от Северного Ирана до Индии. *Восточная речная корбикула* (C. fluminea) распространена в Амурском лимане, в водоемах на Южном Сахалине, а также в эстуариях рек Восточной и Юго-Восточной Азии (рис. 83). Западная речная корбикула завезена в речные системы ряда стран, в том числе в Северную Америку.

Большое семейство *венерид* (Veneridae) включает не менее 400 видов множества родов. Они широко распространены в умеренно теплых и тропических морях, обитая на мелководье, преимущественно на песчаных грунтах. Раковины венерид часто очень красивы, различной величины и формы. Ребра на поверхности раковин могут быть пластинчатыми, с бугорками и даже с причудливыми выростами, как, например, у *королевского гребня* (Pitar dione) (табл. 20). Замковая пластинка крепкая, с тремя кардинальными зубами, удлиненными или в разной мере расщепленными; могут присутствовать и передние латеральные зубы.

Нога у венерид большая, клиновидная, хорошо приспособленная к зарыванию в мягкий грунт; правда, закапываются эти ракушки неглубоко и живут лишь в самом поверхностном слое грунта. Характерная особенность сифонов венерид — наличие своеобразных мембран, расположенных вокруг сифональных отверстий. Эти мембраны регулируют ток воды, направляющийся в мантийную полость; чем больше взвеси в воде, где обитает данный вид, тем сильнее развиты эти придатки.

Большинство видов венерид съедобно. Венериды служат объектами промысла, а в последнее время их начали разводить и акклиматизировать в новых районах.

В Японии годовой уровень промысла различных венерид превышает 100 тыс. т. Основной промысловый вид — *петушок-рудитапес* (Ruditapes philippinarum). Этот моллюск, с продолговатой удлиненно-овальной раковиной, длиной до 6 см (табл. 15), распространен у Филиппинских ост-

ровов, в Южно-Китайском, Желтом, Японском и Охотском морях, вдоль берегов Японии. В США и Японии в большом количестве вылавливают *саксидомусов* (Saxidomus nuttallii и S. purpuratus). На Атлантическом побережье Северной Америки главный промысловый объект из венерид — *мерценария* (Mercenaria mercenaria). Этого довольно крупного моллюска (длина раковины до 12 см) переселили из Атлантики на Тихоокеанское побережье, где он успешно акклиматизировался. У берегов Японии и в Приморье на песчаных грунтах на глубинах от 2 до 45 м обитает близкий вид — *мерценария Стимпсона* (M. stimpsoni). Крупные особи этого вида достигают 9 см, раковина у них массивная, треугольно-округлая, серого цвета, с многочисленными концентрическими ребрами (табл. 15). Эту ракушку тоже промышляют. В Японии и в Приморье добывают также *тихоокеанскую каллисту* (Callista brevisiphonata) (табл. 15), живущую на песчаных грунтах на глубинах 15—50 м.

В Черном море на песчаных грунтах вдоль берегов живет несколько атлантическо-средиземноморских венерид. Один из самых обычных и массовых видов из двустворчатых моллюсков — *венус-петушок* (Chione gallina) (табл. 15); также широко известны черноморские *венеруписы* (Venerupis discrepans и V. rugatum) (табл. 15).

Венеридам родственно семейство *петриколид* (Petricolidae), к которому относится обычный черноморский *камнеточец-петрикола* (Petricola lithophaga) (табл. 15), распространенный также в Атлантике и Средиземном море. Эта ракушка сверлит известняки и плотные глинистые отложения. Мантия у петриколид сросшаяся, с отверстием для небольшой ноги; сифоны длинные, также частично сросшиеся. Инструментом сверления служит твердостенная овально-треугольная раковина. Многочисленные тонкие радиальные ребра, на которых сидят маленькие бугорки, напоминают поверхность рашпиля. Закрепившись ногой в определенной точке и совершая раковиной вращательные движения, моллюск медленно, слой за слоем, соскабливает породу с помощью бугорков, постепенно погружается в протачиваемый ход и остается в нем навсегда. Со временем моллюск вырастает, увеличивается и полость, а входное отверстие остается прежним — животное замуровывает себя в камне. Местами, например на Черноморском побережье Кавказа, Petricola lithophaga встречается в таком количестве, что все прибрежные скалы источены. Понятно, что эти ракушки в большой степени способствуют разрушению прибрежных скал волнами.

Семейство *хамид* (Chamidae), представленное только на мелководье тропиков, составляет отдельный подотряд *хамин* (Chamina). Это моллюски с очень толстостенной раковиной, они ведут прикрепленный образ жизни, прирастая к скалам правой или левой створкой. Наружная поверхность раковины членов семейства Chamidae несет концентрические, пластинчатые, фестончатые, шиповатые или волнистые ребра (табл. 20). Имеются черты строения, которые свидетельствуют о сравнительно недавнем переходе этих красивых моллюсков к прикрепленному образу жизни. Так, у них сохранилась довольно хорошо развитая нога, которая неподвижному животному (во всяком случае взрослому) не нужна; имеются оба аддуктора, тогда как у прикрепленных форм один из аддукторов обычно редуцируется. Раковина у хамид пластична, и форма ее в большой степени зависит от поверхности и очертаний предмета, на котором сидит моллюск. Мантия сросшаяся, сифоны очень короткие, по краям бахромчатые и имеют такую форму, что заслуживают названия сифональных щелей; оба сифональных отверстия в совокупности занимают почти половину длины нижнего края раковины.

Подотряд *мии* (Myina) включает 9 семейств, среди которых есть как морские (таких большинство), так и пресноводные формы.

К семейству *морских черенков* (Solenidae) относятся типичные обитатели песчаных грунтов. У них сильно вытянутая раковина, зияющая на обоих концах, почти прямоугольной формы (табл. 20). Слабо выдающиеся макушки сдвинуты к переднему концу раковины. Нога большая, способна к значительному сокращению. Хорошо развитая система мышц позволяет животному не только зарываться с помощью ноги, но и совершать скачки, а некоторые виды могут даже плавать. Зарываются эти ракушки быстро, причем почти вертикально — передним концом вниз. Некоторые виды во время отлива ведут себя не так, как во время прилива: когда вода отступает, они зарываются так глубоко, что их присутствие выдает только маленькая ямка, со дна которой время от времени выбрасываются вода и песок. Когда наступает прилив, моллюски поднимаются выше, и из грунта торчит пара сифонов, а иногда и участок заднего края раковины. У многих морских черенков сифоны снабжены многочисленными кольчатыми перетяжками, они могут полностью или частично автотомировать — отрываться; затем сифоны вновь восстанавливаются. Отверстия сифонов окружены кольцом хорошо развитых щупалец. Скачки эти ракушки совершают с помощью струи воды, с силой выбрасываемой из сифонов, т. е. реактивным способом.

В Черном море на глубинах до 10 м живет атлантическо-средиземноморский *обыкновенный морской черенок* (Solen vagina) с длинной (до 12 см) и узкой раковиной. Вид требователен к кислородному режиму, не любит яркого освещения и живет у открытых берегов, где постоянно действует прибой, перемешивающий воду и насыщающий ее кислородом.

В пресных водах подотряд миин представлен семейством *дрейссенид* (Dreissenidae): это виды рода *дрейссен* (Dreissena) и рода *конгерий* (Congeria). Дрейссены живут и в солоноватых водах. Внешне эти ракушки похожи на мидий (рис. 90), однако это сходство чисто поверхностное и связано с тем, что и те и другие ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к субстрату пучком биссусных нитей и обычно образуя плотные скопления. Несмотря на хорошо развитый биссус, дрейссены подвижны, особенно молодые; с возрастом «наклонность к перемене мест» у них сильно ослабляется. Перед началом смены места ракушка сама открепляется от биссуса, который остается на старом месте пребывания моллюска. Скорость передвижения очень мала, и активное ползание происходит в основном ночью. За ночь дрейссена может проползти чуть больше 10 см.

Дрейссены раздельнополы, оплодотворение у них наружное. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки-велигеры, с помощью которых вид расселяется. В период интенсивного размножения дрейссен в 1 м³ воды насчитывается до 50, а иногда и больше велигеров. Наличие свободноплавающего велигера свидетельствует о том, что дрейссены по происхождению — морские животные.

Широко известная *речная дрейссена* (D. polymorpha), которую иногда держат в аквариумах для очистки воды, имеет зеленоватую или желтоватую раковину длиной до 4—5 см, с рисунком из поперечных или зигзагообразных коричневых полос. Распространена речная дрейссена широко: она обитает во многих реках, водохранилищах, некоторых озерах Европы (в СССР вплоть до Западного Казахстана), в лиманах Черного моря, в опресненных участках Азовского и Каспийского морей, а также в Аральском море. На юге европейской части нашей страны живет еще один вид — *бугская дрейссена* (D. bugensis).

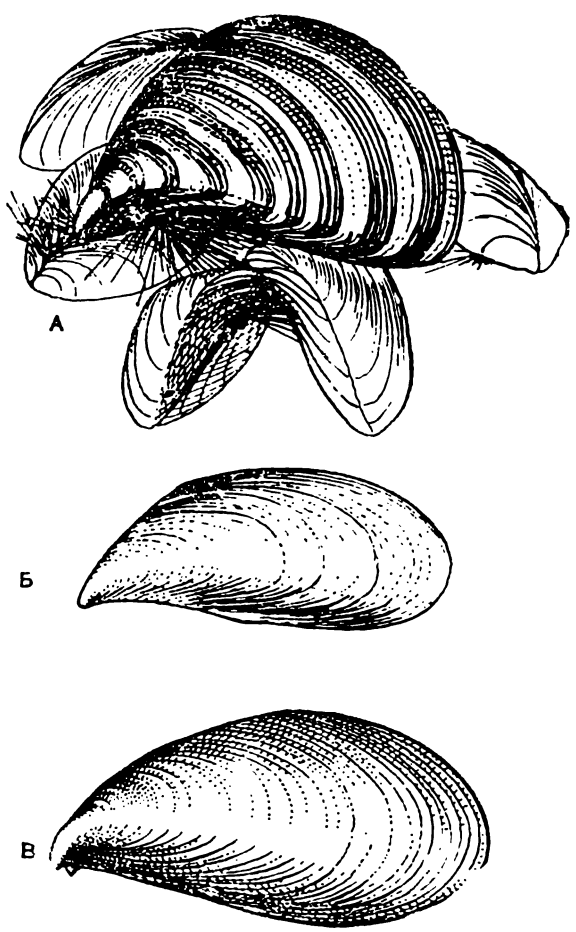
Речная дрейссена обитает на глубине до 10 м и местами образует огромные скопления, обрастая камни, сваи и различные гидротехнические сооружения, а также водотоки, трубы, проводящие воду к турбинам, защитные решетки и т. д. Это затрудняет водоснабжение и требует больших затрат для очистки сооружений. Плотность моллюсков в скоплениях достигает подчас 10 000 экземпляров на 1 м² при биомассе 7 кг на ту же площадь.

Кроме речной дрейссены, имеется несколько эндемичных видов для Каспийского и Аральского морей. Здесь они служат важным пищевым ресурсом для многих рыб. Таковой была и *каспийская дрейссена* (D. caspia) с длиной раковины до 2,3 см, которая жила при солености 5—11‰. Есть основания думать, что этот вид в настоящее время вытеснен митилястером (Mytilaster lineatus) и вымер.

Близкий к дрейссенам род конгерий распространен в основном в Африке и Северной Америке и лишь очень ограниченно — в Европе (Бельгия, Франция). В 1962 г. описан вид конгерий из карстовых пещер Далмации — реликт третичных форм, населявших в огромном числе солоноватые водоемы Южной Европы.

Семейство *мактрид* (Mactridae) широко распространено на песчаном мелководье относительно теплых морей бореальной зоны и субтропиков; в арктических морях мактрид нет. Раковина довольно большая (длиной до 15 см), толстостенная, овально-треугольная. Замок мощный; на правой створке два кардинальных зуба, на левой — один, раздвоенный; латеральные зубы пластинчатые, в правой створке их две пары, в левой — по одному спереди и сзади. Мактриды зарываются в грунт с помощью хорошо развитой языковидной ноги и выставляют над поверхностью только сифоны — длинные, соединенные между собой и окутанные общей оболочкой. Некоторые представители семейства могут, выталкивая воду из мантийной полости, передвигаться прыжками. По способу питания это фильтраторы, использующие взвесь.

Рис. 90. Дрейссены:
А — речная дрейссена (Dreissena polymorpha) — гроздь моллюсков, скрепленная биссусными нитями; *Б* — каспийская дрейссена (D. caspia); *В* — клювовидная дрейссена (D. rostriformis).



Мактриды, имеющие большие размеры, служат объектом промысла во многих странах. У Атлантического побережья США добывают главным образом Spisula solidissima. Эта крупная ракушка (длиной до 15 см) в огромных количествах заселяет прибрежные песчаные пляжи. После сильных зимних штормов ее миллионами находят на берегу среди морских выбросов, за что называют *прибойной мактрой*. В Японии интенсивно добывают несколько видов, больше всего *овальную мактру* (Spisula voyi) (табл. 17), затем *сахалинскую мактру*, или *белую ракушку* (S. sachalinensis) (табл. 17), и *полосатую мактру* (Mactra sulcataria) (табл. 17).

В Приморском крае запасы сахалинской мактры значительны: при ловле драгой один промысловый бот может добыть в среднем 2—3 тыс. ракушек в день. Этот моллюск, длиной до 12 см, обитает на мелкозернистых песках в прибойных бухтах, где живет на глубине 5 м или немного глубже. Размножается в июле — августе и быстро растет, достигая к пятилетнему возрасту среднего размера 8 см; в дальнейшем скорость роста его замедляется. Молодые ракушки живут на бóльших глубинах, откочевывая впоследствии к берегам. Продолжительность жизни сахалинской мактры — 10 — 13 лет.

Вся организация представителей семейства *миид* (Myidae) служит ярким примером приспособления к жизни в толще грунта в приливо-отливной зоне. Миды имеют сравнительно тонкостенную раковину длиной до 10 см, плавно закругленную спереди и притупленную сзади. Замок слабо развит, лишен зубов, либо на каждой створке по одному зубовидному выросту. Имеется слабый наружный и очень сильный внутренний лигамент (компенсация отсутствия замка). Внутренний лигамент настолько велик, что для его прикрепления развивается своего рода подставка в форме ложки (хондрофор), отходящая в каждой створке (или только в одной) от замкового края в брюшном направлении.

Листки мантии срастаются, оставляя лишь отверстие для ноги; сифоны развиты лучше, чем у остальных двустворчатых моллюсков. Это пара мощных мясистых сросшихся трубок, которые даже при максимальном сокращении не умещаются в раковине. Когда сифоны вытягиваются, длина их превышает длину раковины в 4—5 раз, т. е. у крупных экземпляров сифоны длиной до 0,5 м. Это максимальная глубина, на которую виды рода *мий* (Mya) погружаются в грунт. Снаружи сифоны покрыты плотной кутикулой, а их отверстия окружены чувствительными выростами. Расправление сифонов осуществляется не давлением гемолимфы (как у остальных двустворчатых моллюсков), а давлением воды, находящейся в мантийной полости. В это время отверстие для ноги и отверстия сифонов плотно замыкаются, и сокращением аддукторов вода перегоняется из мантийной полости в полости сифонов. Однако объема воды, содержащегося в мантийной полости, для полного расправления сифонов недостаточно; для этого нужно, чтобы описанный цикл повторился несколько раз.

Обыкновенная, или *песчаная*, *мия* (M. arenaria) (табл. 17), а также близкий вид — *усеченная мия* (M. truncata) (табл. 14) хорошо известны на прибрежном мелководье наших северных и дальневосточных морей. Песчаная мия живет на литорали и в сублиторали, не глубже 10 м. Усеченная мия обитает несколько глубже и распространена почти во всех морях северного полушария. Песчаная мия легко переносит опреснение, что характерно для литоральных животных; усеченная мия придерживается районов с более постоянной и более высокой соленостью воды.

Оба вида мий — типичные фильтраторы. На обнажающихся в отлив илисто-песчаных отмелях, обильно заселенных песчаной мией, легко заметить многочисленные углубления—входы в норки этих моллюсков. Стенки и края норок укреплены слизью. Когда отмель покрыта слоем воды, из норок слегка высовываются концы сифонов, но заметить их очень трудно: при приближении человека сифоны резко сокращаются, так как моллюск улавливает даже очень легкие сотрясения грунта.

Песчаная мия размножается летом. Свободноплавающий велигер оседает через несколько дней и превращается в молодого моллюска, который вначале лежит на дне, прикрепившись биссусом. Молодь способна ползать с помощью ноги, открепляясь от субстрата. Через некоторое время молодые мии начинают закапываться, причем часто меняют место, «выбирая» наиболее подходящее, пока не останавливают выбор на каком-нибудь одном, которое и становится их окончательным «домом». Взрослые моллюски обычно не меняют места обитания.

В первые годы жизни мии растут быстро, но скорость их роста зависит от конкретных условий, в первую очередь от температурного и солевого режима. В частности, сильное опреснение замедляет скорость роста. В оптимальных условиях раковина годовалой мии достигает длины 2—3 см.

Высокая скорость размножения, быстрый рост, легкая приспособляемость к новым условиям делают песчаную мию удобным объектом для промысла и акклиматизации. Промысел этого вида лучше всего развит в США, причем в этой стране песчаную мию не только добывают из «диких» популяций, но и разводят. На Тихоокеанское побережье Северной Америки песчаная мия была завезена случайно, но здесь она нашла подходящие условия, широко расселилась и служит теперь объектом промысла. В 1966 г. песчаная мия была впервые обнаружена в ряде лиманов Черного моря, где она достигает длины 92 мм. Для разведе-

ния этого моллюска считаются перспективными районы с илисто-песчаным грунтом и пониженной соленостью.

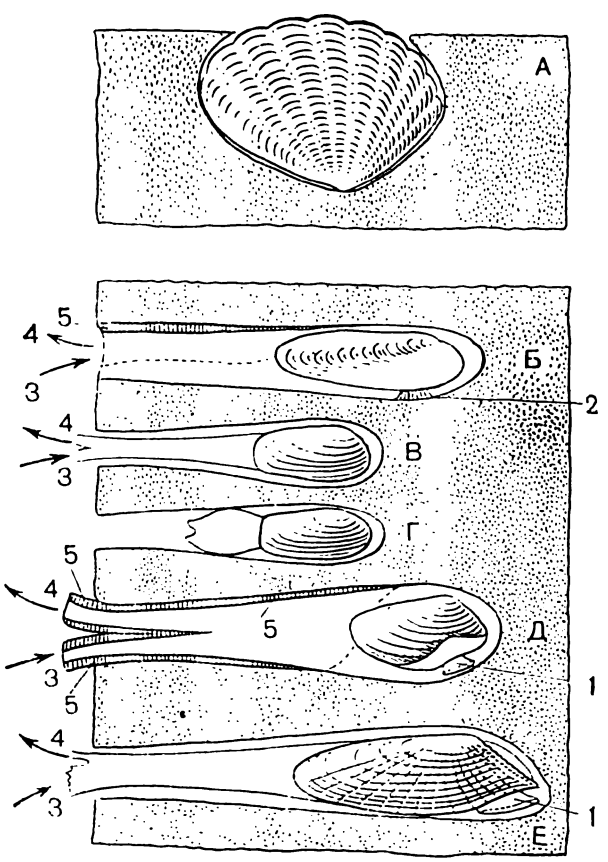
Последний подотряд отряда венерид — подотряд *морских сверлильщиков*, или *фоладин* (Pholadina), включает только два семейства: *фоладид* (Pholadidae) и *древоточцев*, или *корабельных червей*, или *терединид* (Teredinidae). Эти моллюски приспособились к жизни в ходах, проточенных ими в скалах, известняках, дереве. Подобный образ жизни так глубоко изменил внешний облик ракушек, что многие из них утратили привычную внешность двустворчатых моллюсков.

Сверление субстрата фоладиды производят механическим способом. Поэтому створки раковин у них крепкие, сложной формы, со своеобразной скульптурой: на передней части раковины имеются резкие шиповатые ребра (рис. 91). Макушки сдвинуты к переднему или (реже) к заднему концу. Участки створок, граничащие с замковым краем, в большей или меньшей степени отогнуты наружу, образуя так называемую макушечную складку. Изнутри под макушками развит узкий ножевидный вырост, направленный к брюшному краю,— апофиз, к которому прикрепляются мощные мышцы, управляющие ногой. Поскольку нога очень подвижна, для ее выхода имеется нижнее зияние.

Раковина фоладид лишена лигамента (лишь иногда присутствует очень слабый внутренний лигамент), и ее створки скреплены только аддукторами, благодаря чему резко повышается взаимная подвижность створок. Передний аддуктор смещен на макушечную складку раковины, а так как элементы этой складки отвернуты наружу, получается, что аддуктор играет роль, противоположную его исходной роли: он, сокращаясь, отодвигает брюшные края створок один от другого. При его сокращении раковина раскрывается в задней части, а при сокращении заднего аддуктора створки немного расходятся в передней части, т. е. эти мышцы работают как антагонисты. Для сверления очень существенно, что аддукторы сокращаются не одновременно, как у прочих двустворчатых моллюсков, а поочередно. Благодаря таким движениям створок, снабженных ребрами с шипами и бугорками, происходит сверление субстрата. Для усиления связи между створками (вспомним, что замок и лигамент отсутствуют) у фоладид развивается вторичный аддуктор в брюшной части за счет слияния мышечных элементов правого и левого листков мантии.

Рис. 91. Моллюски, сверлящие плотные грунты и горные породы:

А — тридакна (Tridacna crocea); *Б* — морской финик (Lithophaga); *В* — гиателла (Hiatella); *Г* — она же во время сверления; отверстия сифонов замкнуты, сифоны раздуты и упираются в стенки норки; *Д* — гастрохена (Gastrochaena); *Е* — морское сверло (Pholas); *1* — нога; *2* — биссус; *3* — вводной сифон; *4* — выводной сифон; *5* — отложения карбоната кальция на стенках норки.



Сифоны у фоладид мощные, сросшиеся, нередко снабженные плотным периостракумом. Нога хорошо развита, короткая, с расширенной подошвой, служит для фиксации животного к стенкам норки во время сверления. Мало того: норка в сечении круглая, а моллюск — овальный; получается так потому, что нога постепенно меняет положение, сдвигаясь по часовой стрелке, в результате моллюск за какое-то время совершает вокруг продольной оси полный оборот.

Некоторые фоладиды обладают способностью светиться, как, например, черноморский *камнеточец-фолас* (Pholas dactylus) (табл. 17): у него светятся пять участков, включая оба сифона. Светящаяся слизь выделяется специализированными железами с длинными протоками и при раздражении моллюска выпускается через анальный сифон.

Фоладиды — довольно большие животные, длина раковины некоторых из них достигает 12 см. Живут они главным образом близ берегов на малой глубине. Фоладиды повреждают не только известняки и песчаники, но и дерево и даже бетон, что ускоряет его разрушение.

Некоторые виды проделывают ходы также и в плотном иле или глине, например атлантические и средиземноморские Pholas dactylus и Barnea candida; обитающая вдоль европейского и американского берегов Атлантики *шероховатая зирфея* (Zirfaea crispata) (табл. 17); живущая на Ти-

хоокеанском побережье Северной Америки *зирфея Пилсбри* (Z. pilsbryi) (табл. 17); обитающая в Японском море *пенителла* (Penitella penita) (табл. 17).

Виды рода *ксилофаг* (Xylophaga) (это название переводится как «древоед») более специализированы в отношении субстрата: они точат норки в древесине, хотя известны случаи, когда ксилофаги повреждали изоляцию подводных кабелей. Раковина ксилофаг также лишена замка и лигамента; от макушки к нижнему краю, почти посередине раковины, проходит тонкое ребрышко, а вдоль него желобок; апофиз для ножных мышц отсутствует. Небольшая, но массивная нога ксилофаг с дисковидной подошвой, окруженной гребнем, представляет собой присоску для фиксации моллюска к стенке норки.

В море постоянно попадает огромное количество древесного материала, выносимого большей частью реками: ветки, целые древесные стволы, плоды с древесной оболочкой, огромное количество кокосовых орехов. Весь этот материал плавает на поверхности моря и рано или поздно тонет. Поэтому неудивительно, что датская экспедиция на судне «Галатея» подняла один вид ксилофаг — Xylophaga grevei (рис. 92) с глубины свыше 7000 м в Тихом океане.

Хотя ксилофаги просверливают норки в древесине и пропускают сквозь кишечник большое количество древесных опилок, переваривать древесину они не могут, и норки им служат только как укрытие, а по способу питания они — типичные фильтраторы. Кристаллический стебелек в желудке у них отсутствует.

Для ксилофаг характерна смена пола: молодые особи функционируют как самцы; подрастая, моллюск превращается в самку. Животные не выметывают яйца в воду, а выводят молодь в мантийной полости.

Наибольшую специализацию к сверлению древесины обнаруживают теredиниды — серьезные вредители деревянных свай, пристаней, подводных частей деревянных судов.

В семействе теredинид около 70 видов, относящихся в основном к двум родам — роду *банкий* (Bankia) (рис. 93) и роду *теredo* (Teredo) (рис. 94). Вся организация этих моллюсков служит ярким примером приспособительных (адаптивных) изменений организма. Они обладают червеобразным телом (откуда и название — «корабельные черви»), на заднем конце которого заметны два тонких длинных сифона. Также на заднем конце тела при основании сифонов имеется пара известковых пластинок — палеток. Они служат для защиты тела моллюска и закрывают маленькое входное отверстие, когда животное сверлит древесину. Палетки у видов рода теredo небольшие, ложкообразные, а у видов рода банкий сложные, колосовидные, состоят из многих мелких, входящих одно в другое воронковидных образований (рис. 93, *Б*).

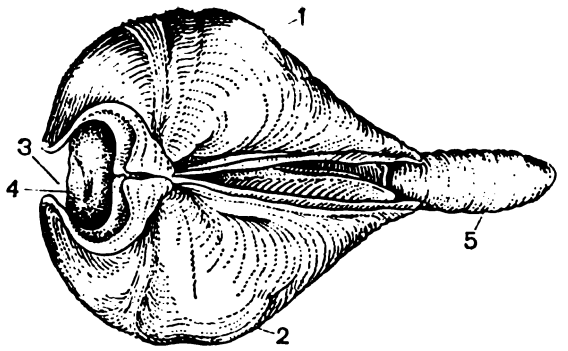


Рис. 92. Древоточец ксилофага (Xylophaga grevei), вид со спинной стороны:
1 — правая створка; *2* — левая створка; *3* — переднее зияние; *4* — нога; *5* — сифон.

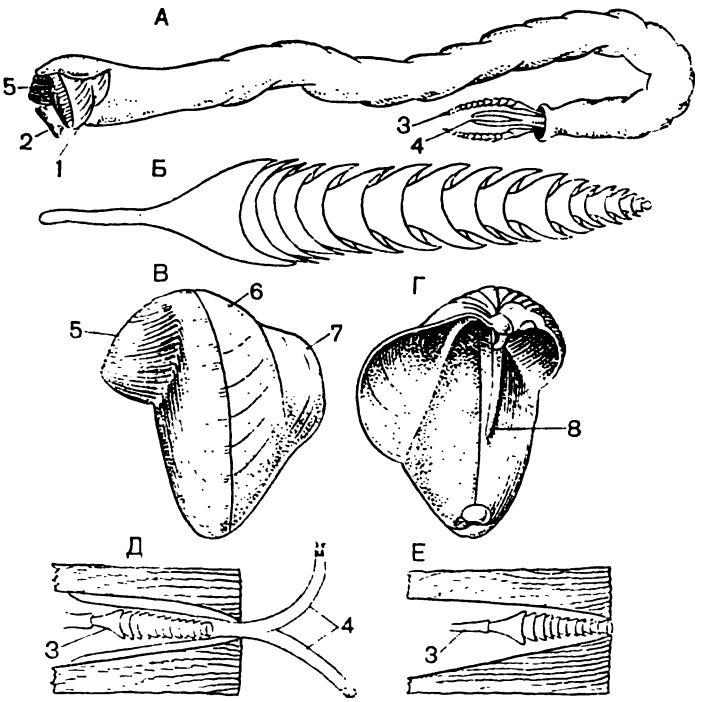


Рис. 93. Строение древоточца банкии (Bankia):
А — внешний вид моллюска; *Б* — палетка; *В* — левая створка раковины снаружи; *Г* — она же изнутри; *Д* — положение сифонов и палеток при фильтрации воды; *Е* — положение сифонов (они втянуты) и палеток при сверлении; *1* — раковина; *2* — нога; *3* — палетки; *4* — сифоны; *5* — передний отдел раковины; *6* — средний отдел раковины; *7* — задний отдел раковины; *8* — апофиз.

Инструментом сверления служит раковина. Она сравнительно с телом маленькая, составляет лишь $^1/_{30}$—$^1/_{10}$ часть общей длины тела. Спереди и сзади раковина зияет, между широко раздвинутыми створками спереди выходит небольшая округлая нога. Передняя часть створки треугольная, выступающая, несет тонко зазубренные горизонтальные гребни. Средняя часть створки вооружена мощными грубозубчатыми гребнями, ориентированными

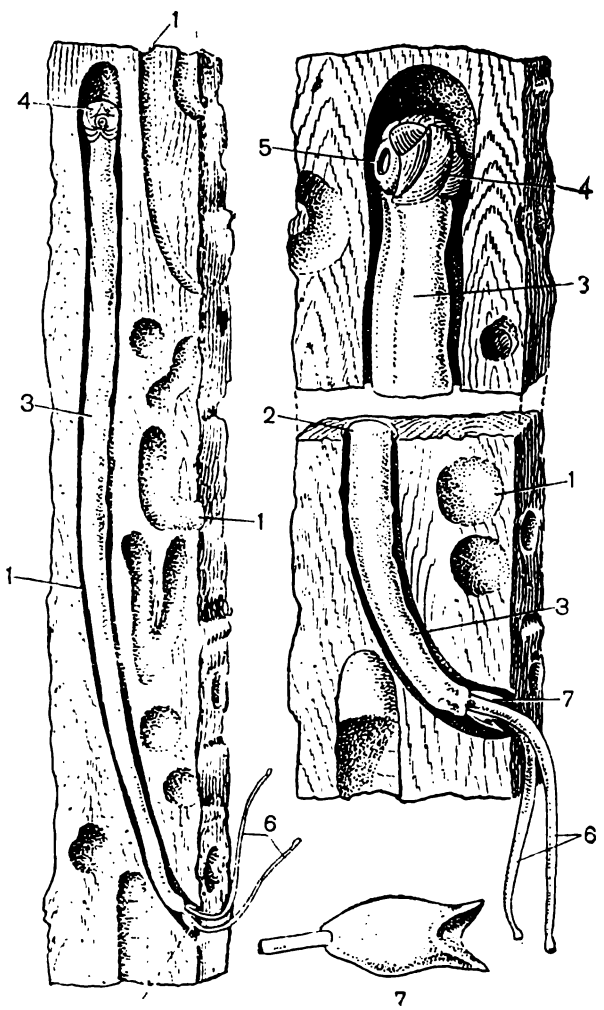
под прямым углом к гребням передней части. Задняя часть раковины, не принимающая участия в сверлении, гладкая. Как и у фоладид, у терединид сокращения заднего и переднего аддукторов происходят поочередно, при этом передние концы створок раздвигаются с такой силой, что острые зубчики, сидящие на ребрах створок, сдирают слой древесины как рашпилем. По существу створки действуют как челюсти для «вгрызания» в дерево — терединиды нашли весьма экзотическое применение раковине.

Нога при сверлении играет роль фиксатора, опоры для инструмента — раковины. Сверлящие движения происходят ритмично, от 8 до 12 раз в 1 мин. Стенки хода моллюск выстилает изнутри тонким слоем известковых отложений. Интересно отметить, что как бы густо древоточцы ни заселяли древесину, их ходы никогда не пересекаются; сильно пораженный кусок дерева на поперечном разрезе напоминает пчелиные соты. Рассматривая такой срез, очень легко вообразить ту опасность, которую корабельные черви представляют для деревянных судов. В Черном море при благоприятных условиях суда могут выйти из строя за одну навигацию, а сваи пристаней за 1—2 года.

Известны виды безвредных терединид, например живущий на песчаных пляжах Тихого океана *куфус* (Kuphus polythalamus): он строит в песке довольно толстые известковые трубки длиной более 1 м. Не приносят вреда и виды рода Zachsia, сверлящие ходы в корневищах морских трав зостеры и филлоспадикса. Терединиды используют дерево не только как убежище, но и как пищу. Помимо древесины, в пищу идет и планктон, который моллюски получают через вводной сифон. В связи с питанием древесиной их вытянутый желудок имеет обширный мешковидный вырост — склад для опилок. В этом выросте скапливаются частицы двух сортов: очень мелкие, получающиеся в результате скобления тонкими зубчиками переднего отдела раковины, и удлиненные волокнистые, соскабливаемые более крупными зубцами среднего отдела. Мелкие частицы заглатываются амебоцитами в многочисленных открывающихся в желудок пищеварительных дивертикулах (выростах) печени и переваривaются внутриклеточно. В переваривании пищи принимает участие фермент целлюлаза, гидролизующий клетчатку до глюкозы, которая легко усваивается.

Рис. 94. Корабельный червь тередо (Teredo) в куске источенного им дерева:

1 — ходы, просверленные моллюском; *2* — известковая выстилка ходов; *3* — тело моллюска; *4* — раковина; *5* — нога; *6* — сифоны; *7* — палетка.



Корабельные черви — гермафродиты, но при этом каждая особь производит сначала сперматозоиды, а затем яйца, что исключает самооплодотворение. У моллюска Bankia gouldi отмечен процесс копуляции: одна особь вставляет выводной сифон, по которому выводятся сперматозоиды, во вводной сифон другой особи. Это — уникальный случай в классе двустворчатых моллюсков. Иногда яйца могут развиваться и без оплодотворения (партеногенетически). В жаберной полости оплодотворенные яйца быстро развиваются: через 20—30 ч образуется стадия, соответствующая личинке трохофоре, а еще через 36—48 ч трохофора превращается в велигер. Однако наружу личинки выходят лишь спустя 2—3 недели и плавают в течение 14—18 дней, после чего находят кусок дерева, оседают и затем в него внедряются (рис. 95). Осевшая молодь быстро растет. Протачивая ход, молодые моллюски сначала идут вдоль волокон древесины (это требует меньших усилий), а позднее погружаются вглубь дерева.

Размеры тела и ходов разных видов древоточцев могут достигать значительных величин. Так, обычный обитатель мангровых зарослей Dicyathifer manni имеет раковину более 2 см в диаметре, а длина его хода часто превышает 2 м.

В водах СССР обитает 5 видов терединид. В Черном море известно 3 вида — Teredo navalis, Lyrodus pedicellatus и Teredo utriculus (длиной до

15 см). В 1963 г. 2 первых вида проникли в Азовское море в связи с повышением солености этого водоема. В Охотском море живет Bankia setosa (длиной до 60 см), в Японском море, кроме этого вида, обитают Teredo navalis и сверлящая ходы в корневищах морских трав *заксия Зенкевича* (Zachsia zenkewitchi). Приятно, что как родовое, так и видовое название моллюска даны в честь отечественных зоологов И. Г. Зак с а и Л. А. Зенкевича. В Баренцево море (в его западную часть) древоточцы заносятся с судами и плавником, но не встречаются в стационарной древесине. Только в 1961—1962 гг., когда наблюдалась необычно высокая летняя температура воды, были обнаружены живые Psiloteredo megotara в затонувшем плоту в Дальне-Зеленецкой губе (но акклиматизироваться там этот вид не смог).

Меры борьбы с морскими древоточцами разнообразны, но сводятся в основном к покрытию подводных деревянных сооружений слоем специальных красок и к пропитыванию древесины токсичными для моллюсков веществами, в первую очередь креозотом.

В отношении деревянных судов, помимо покрытия днищ антиобрастающими ядовитыми красками, давно практикуется регулярный заход судов в реки, особенно в период размножения корабельных червей и оседания их личинок, которые очень чувствительны к опреснению. Хороший эффект дает осушка днищ судов в течение 30 суток.

НАДОТРЯД ПЕРЕГОРОДЧАТОЖАБЕРНЫЕ (SEPTIBRANCHIA)

К этому небольшому и пока слабо изученному надотряду принадлежат 6 современных семейств и значительное число вымерших. Самый древний из известных двустворчатых моллюсков (род Fordilla), обнаруженный в отложениях нижнего кембрия, относится, вероятнее всего, к этой группе.

Это небольшие, большей частью глубоководные моллюски. У многих видов жабры маленькие, редуцированные либо преобразованные в мускулизованную перегородку, лежащую вдоль раковины и разделяющую мантийную полость на верхний и нижний отделы. Эта жаберная септа прободена несколькими отверстиями, через которые верхняя и нижняя камеры мантийной полости сообщаются. В качестве не совсем точной, но наглядной аналогии жаберной септе можно указать на диафрагму человека, отделяющую грудную полость от брюшной.

К надотряду перегородчатожаберных принадлежат семейства *вертикордиид* (Verticordiidae), *кардиомиид* (Cardiomyidae) (табл. 20), *поромиид*

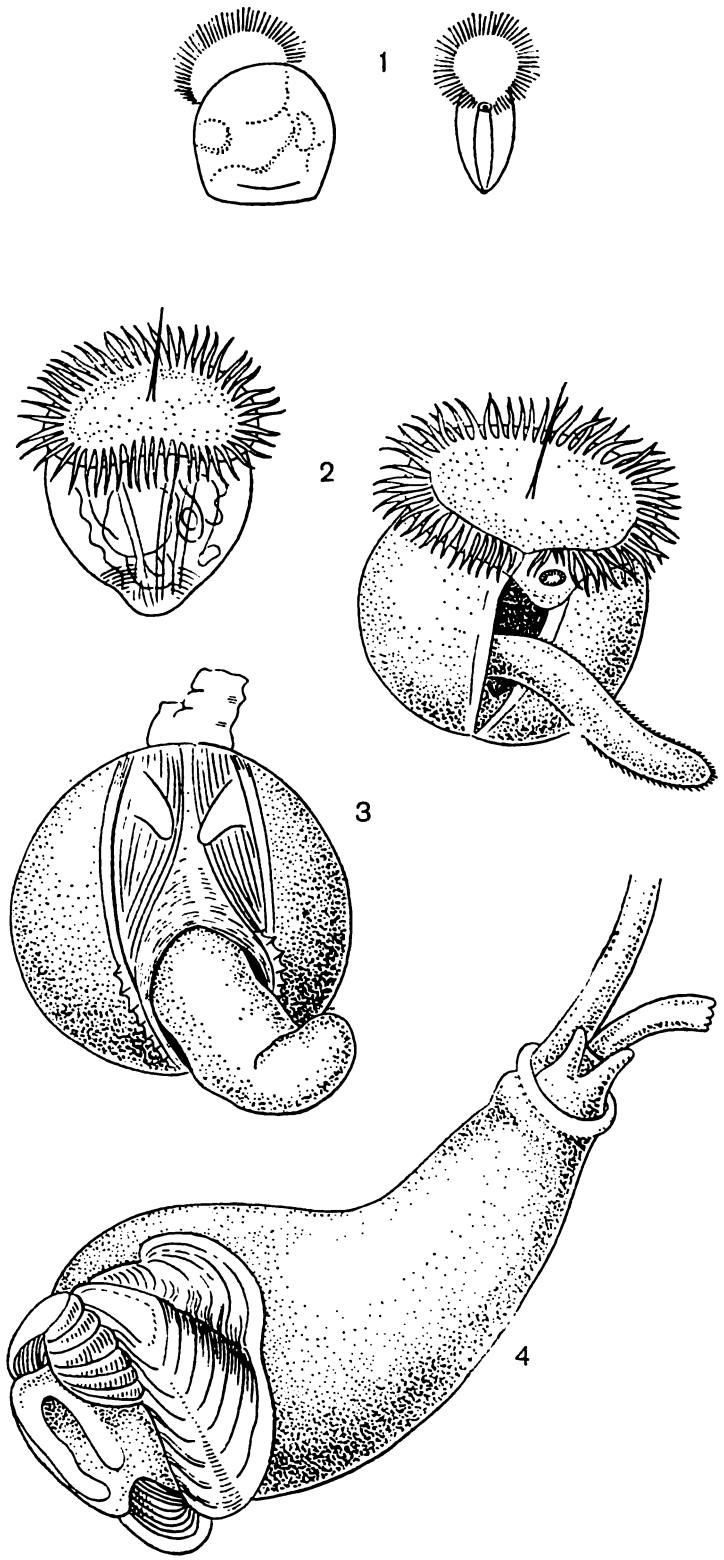


Рис. 95. Развитие корабельного червя тередо (Teredo) от стадии велигера с прямым замковым краем (*1*) до ювенильной формы (*4*).

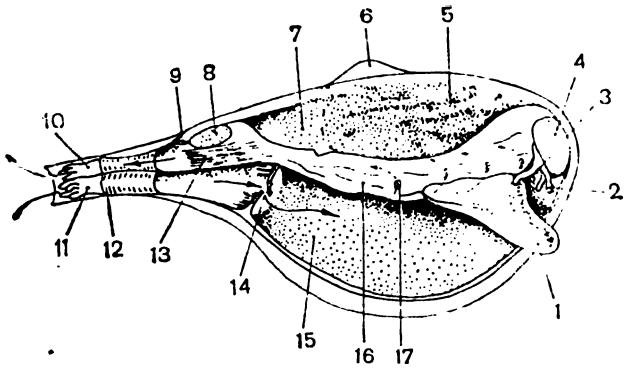


Рис. 96. Строение перегородчатожаберного моллюска куспидарии (Cuspidaria) (схематизировано):

1 — нога; *2* — ротовые лопасти; *3* — рот; *4* — передний аддуктор; *5* — печень; *6* — макушка; *7* — верхняя (наджаберная) камера мантийной полости; *8* — задний аддуктор; *9* — анальное отверстие; *10* — выводной (анальный) сифон; *11* — вводной сифон; *12* — линия прикрепления сифонов к стенкам сифонального выроста раковины; *13* — сифональный ретрактор; *14* — перегородка с клапаном между вводным сифоном и мантийной полостью; *15* — нижняя (поджаберная) камера мантийной полости; *16* — жаберная септа (видоизмененные жабры); *17* — поры в жаберной септе.

(Poromyidae) (табл. 17), *цетоконхид* (Cetoconchidae) и некоторые другие, причем большинство видов живут на очень больших глубинах. Однако самое, пожалуй, известное и богатое по числу видов — семейство *куспидариид* (Cuspidariidae) (табл. 17).

Представителя семейства куспидариид легко узнать по вытянутой в виде трубки задней части раковины, в которой залегают сифоны. Поверхность раковины гладкая или с радиальными ребрами, замок развит слабо или отсутствует. Нога длинная, узкая, способная к сильному растяжению, выходит через небольшое мантийное зияние. В остальных местах листки мантии срослиеся, кроме сифональных отверстий. Вводной сифон несколько шире и длиннее выводного, оба сифона снабжены щупальцами. Сифоны разделены горизонтальной перегородкой, которая переходит в жаберную септу, следовательно, нижний сифон сообщается с поджаберной камерой мантийной полости, а верхний (анальный) — с наджаберной. Полость вводного сифона отделяется от поджаберной камеры перегородкой с клапаном, который обеспечивает направление тока воды только в одном направлении — из сифона в мантийную полость. Связь между верхней и нижней камерами осуществляется через пронизывающие жаберную септу отверстия — поры. Сокращением окружающих их кольцевых мышц поры могут плотно закрываться (рис. 96).

Водообмен в мантийной полости осуществляется поочередными сокращениями и расслаблениями жаберной септы. Резкое сокращение жаберной септы обеспечивает внезапный и резкий «вдох». Затем вода перегоняется через поры из поджаберной камеры в наджаберную, поры замыкаются, вода изгоняется через анальный сифон — происходит «выдох» (вспомним аналогию с диафрагмой человека, также участвующей в дыхании).

Подобный способ дыхания куспидариид в большой мере предопределил и необычный для двустворчатых моллюсков способ питания. Когда мимо вводного сифона проплывает мелкое планктонное животное (например, веслоногий рачок), резкий «вдох» затягивает его в мантийную полость моллюска. Иными словами, по способу питания куспидариид, как и большинство других перегородчатожаберных, можно с некоторыми оговорками отнести к пассивным хищникам: они не гоняются активно за добычей, а ждут, когда она сама окажется в зоне действия их «ловчего аппарата».

Собственно функцию дыхания выполняет внутренняя поверхность мантийной полости, богато снабженная кровеносными сосудами.

Постоянно открытый рот окружен ротовыми лопастями, развитыми довольно слабо. Ротовое отверстие ведет в большой изогнутый мускулистый пищевод, снабженный ресничками. Желудок большой, с толстыми складчатыми, сильно мускулизованными стенками, имеет жесткую рельефную хитиноидную выстилку, что способствует раздавливанию и перетиранию панцирей рачков.

Виды рода *куспидарий* (Cuspidaria), как и большинство других перегородчатожаберных, закапываются в грунт при помощи активных движений ноги. Моллюски углубляются в грунт по диагонали посредством серии характерных толчков. Погружаются куспидарии в грунт настолько, что задняя кромка оттянутого конца раковины оказывается вровень с поверхностью грунта, а сифоны немного возвышаются над ним. Моллюски довольно подвижны.

Выше было указано, что к надотряду перегородчатожаберных относятся моллюски небольших размеров, но в 1977 г. у Галапагосских островов в районе выхода термальных вод на глубине 2540 м были найдены очень крупные моллюски семейства Vesicomyidae, относящиеся к роду *калиптоген* Calyptogena — C. magnifica (табл. 44). Длина раковины некоторых из них достигала 25 см, а масса — 525 г. Подобные размеры у глубоководных двустворчатых моллюсков отмечены впервые. Этот факт ученые объясняют необычайно благоприятными условиями для животных, питающихся взвешенным в воде органическим веществом, первоисточником которого служат хемосинтезирующие бактерии, использующие сульфиды гидротермальных вод. Позже калиптогены были найдены и в других районах с гидротермальными источниками, а в 1984 г.— у берегов Японии, на глубине около 6000 м, в зоне просачивания холодных вод, содержащих метан.

Все перегородчатожаберные — настоящие морские животные; они отсутствуют в Черном, Балтийском и даже в Белом море, где соленость ниже океанической.

КЛАСС ЛОПАТОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

(SCAPHOPODA)

Класс *лопатоногих* охватывает сравнительно небольшую группу морских моллюсков (около 1000 видов), в строении которых причудливо сочетаются, с одной стороны, черты, свойственные брюхоногим (цельная раковина), а с другой — ряд признаков, характерных для двустворчатых (билатеральная симметрия тела, строение нервной системы, особенности мантийной полости). Если двустворчатые, и особенно брюхоногие, демонстрируют большое разнообразие форм, приспособленных к самым различным условиям существования, то лопатоногие моллюски ведут исключительно роющий образ жизни на морском дне.

Лучше других изучен *морской зуб*, или *дентали́ум* (Dentalium), раковинка которого по внешней форме напоминает слоновый бивень или клык крупного хищника. Заостренный узкий конец раковины соответствует верхней, или задней, части тела животного, вогнутая поверхность — спинной, а выпуклая — брюшной стороне. Сама раковина представляет собой цельную трубку, открытую с обоих концов, и полностью охватывает тело животного. Через переднее отверстие раковины моллюск высовывает голову, а при передвижении и сильно вытягивающуюся ногу; из заднего отверстия раковины выступает лишь небольшой придаток края мантии. Нога прекрасно приспособлена к копанию в грунте: ее концевая часть имеет форму тупого конуса, от основания которого отходит пара боковых лопастей. Наличие боковых лопастей на ноге и послужило основанием для наименования всего класса — «лопатоногие», хотя у некоторых представителей этой группы нога, сохраняя значение копательного органа, приобрела удлиненно-червеобразную форму и оканчивается круглым зубчатым диском.

Предполагают, что отверстие на суженном, заднем конце раковины, который всегда остается над грунтом, служит для засасывания воды в мантийную полость и для ее выбрасывания оттуда. Мантийная полость расположена вдоль тела от его заднего до переднего конца.

Жабры отсутствуют, и дыхание осуществляется с помощью тонких складок мантии, расположенных на стенке мантийной полости. Сердце лишено предсердий и состоит из одного желудочка.

Нервная система сходна с таковой двустворчатых моллюсков — разбросанно-узлового типа. Имеется пара органов равновесия — статоцистов. Глаз нет, что, безусловно, связано с роющим образом жизни.

Лопатоногие раздельнополы. Яйца развиваются в воде, из них образуется личинка трохофорного типа.

Лопатоногие питаются мелкими беспозвоночными — фораминиферами, остракодами и др., выбирая их из грунта.

Большинство лопатоногих — относительно мелкие животные, размером от одного до нескольких сантиметров, но среди обитателей тропических морей встречаются и более крупные формы, достигающие длины 15 см, как *слоновый морской зуб* (Dentalium elephantium), живущий у Молуккских и Филиппинских островов. Известны и очень мелкие представители класса, не превышающие 3 мм. В большинстве своем лопатоногие населяют мелководье, но некоторые виды встречаются и на глубине 6—7,5 тыс. м. Распространение этой группы

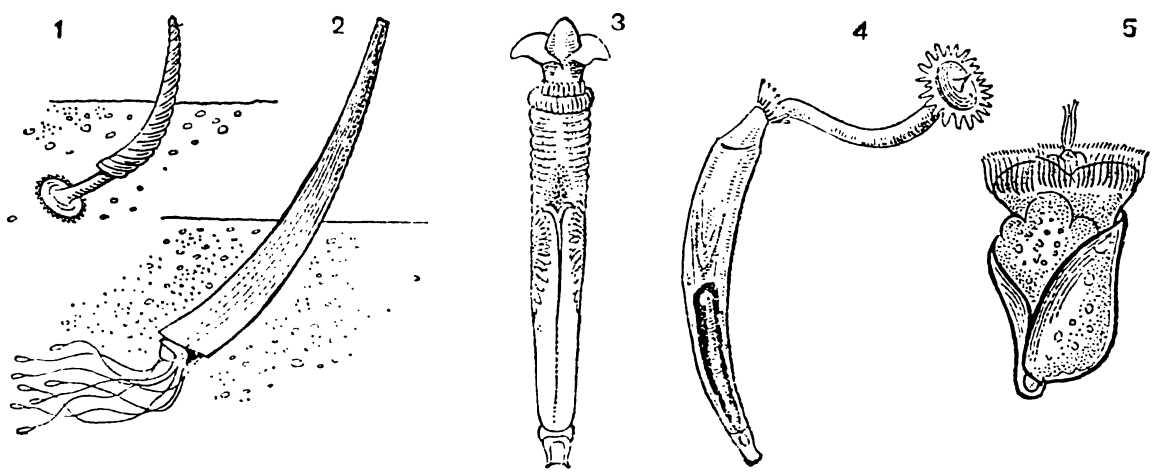


Рис. 97. Лопатоногие моллюски:
1 — Siphonodentalium lofotense; *2* — морской зуб (Dentalium vulgaris); *3* — морской зуб, извлеченный из раковины; *4* — Siphonodentalium lofotense, извлеченный из раковины; *5* — личинка морского зуба.

весьма широко, и ее представители встречаются почти во всех морях, не исключая арктических, но наибольшее видовое разнообразие приурочено к тропическим морям.

В морях СССР известен вид, относящийся к роду Dentalium — D. entalis. Он живет в Баренцевом море, образуя иногда значительные скопления на песчаных грунтах с примесью ракуши. Одна драга приносит иногда до 100 экземпляров этого животного. Денталиум встречается преимущественно на глубинах 50—110 м, где он наиболее многочислен, но вообще вертикальное распределение этого моллюска значительно шире, и его можно найти в Кольском заливе на глубинах 10—350 м. Длина раковины у наших форм достигает 48 мм. Окраска ее напоминает цвет слоновой кости, иногда раковина бывает молочно-белого цвета.

Другой вид лопатоногих, живущий также в Баренцевом море, принадлежит к более мелким формам и относится к роду Siphonodentalium — S. vitreum. Этот моллюск, длина тела которого не превышает 18 мм, встречается на глубинах 40—350 м, но наиболее многочислен на глубинах 100—200 м. Хотя он обитает и на песчаных грунтах, но главными местообитаниями его являются участки морского дна с плистым грунтом. Раковина этого моллюска тонкая и стекловидно-прозрачная, с вырезами на заднем конце; она гораздо менее прочна, чем толстостенная раковина Dentalium. Практического значения эта группа моллюсков не имеет.

КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (CEPHALOPODA)

Головоногие — самые необычные, самые крупные и самые высокоорганизованные из моллюсков. Целый ряд уникальных особенностей — большая активность, способ и быстрота движения, необычайно высоко развитая нервная система, зачатки «интеллекта», набор средств защиты и нападения — ставит головоногих моллюсков выше всех остальных групп беспозвоночных и позволяет им соперничать с позвоночными животными.

На первый взгляд головоногие — осьминоги, каракатицы и кальмары — ничем не напоминают остальных моллюсков (табл. 21—27). У них (кроме Nautilus) нет даже раковины, столь типичной для мягкотелых. Однако, как свидетельствуют палеонтологические данные, древние головоногие, жившие миллионы лет назад, имели хорошо развитую раковину, которая была для них и домом, и поплавком, так как была наполнена газом. Все наружнораковинные головоногие давно вымерли, лишь один их представитель — наутилус, пережив свою эпоху, дожил до наших дней. У остальных современных головоногих внутренняя раковина, вернее, ее рудимент, служит скелетом.

Название «головоногие» эти моллюски получили потому, что на голове у них расположены конечности — щупальца, руки, или, как их еще называют, ноги, при помощи которых многие животные могут передвигаться по дну. Кроме того, установлено, что конечности головоногих развились из ноги их древнего предка.

Размеры головоногих моллюсков очень разные. Среди них есть карлики, такие, как каракатицы рода Idiosepius, длина мантии которых менее 1 см, а есть и гиганты, к числу которых, в первую очередь, принадлежат кальмары рода Architeuthis. Длина их тела вместе со щупальцами может достигать 18 м.

Головоногие моллюски — исключительно морские животные. Они играют очень важную роль в жизни океана. Будучи хищниками, они поедают огромное количество ракообразных, рыб и других организмов и, в свою очередь, сами служат пищей для многих морских позвоночных — рыб, птиц, ластоногих и китов. Самым главным врагом головоногих является гигантский зубатый кит — кашалот.

Головоногие моллюски — двустороннесимметричные животные с наружной (подкласс Ectocochlea) или внутренней (подкласс Coleoidea) рудиментарной раковиной. У каракатиц она имеет вид уплощенной обызвествленной пластинки, лежащей под мантией и как щитом прикрывающей тело моллюска со спины. У спирулы раковина также известковая, но не прямая, а закрученная в «бараний рог». У кальмаров раковина имеет вид тонкой прозрачной хитиновой пластинки, по форме напоминающей римский меч, отчего она и называется г л а д и у с о м. У осьминогов от раковины остались, да и то не у всех, хрящевые образования в виде палочек или изогнутых пластинок, поддерживающих плавники.

У каракатиц туловище уплощенное, у кальмаров — цилиндрическое, заостренное к заднему концу, веретеновидное или коническое; у осьминогов — мешковидное. У всех головоногих туловище одето кожно-мускульным мешком — мантией, которая заключает внутренние органы. По бокам мантии у кальмаров, каракатиц, вампироморф и пелагических осьминогов расположены плавники, которые бывают самой разнообразной формы и размера и служат моллюскам для плавания и в качестве рулей.

Голова у большинства головоногих крупная, часто несколько шире мантии и отделена от нее шей-

ным перехватом, но у осьминогов, вампироморф, сепиолид и сепиодарид сращена с последней. Голова несет глаза, нередко, особенно у глубоководных кальмаров, очень крупные, и щупальца, венцом окружающие рот моллюска. Большинство кальмаров и все каракатицы имеют 10 конечностей, осьминоги — 8, а наутилус — более 90.

Внутренняя поверхность рук головоногих (за исключением Nautilus) усажена присосками. Они располагаются в 1—4 (редко — больше) продольных ряда. В основании рук присоски мелкие, в середине — самые крупные, а на концах — крошечные. Кальмары и каракатицы, кроме 8 рук, имеют еще пару ловчих рук, или щупалец, которые состоят из стебля, гладкого и, как правило, лишенного присосок, и расширенной булавы, усаженной присосками и крючьями.

У кальмаров и каракатиц присоски сидят на стебельках-ножках и снабжены хитиновыми кольцами с гладкими или зазубренными краями. У некоторых кальмаров присоски превращаются в хитиновые крючья, напоминающие кошачьи когти, которые помогают им хватать и удерживать крупную и скользкую добычу. У осьминогов присоски бесстебельчатые, «сидячие», приросшие плоским дном к поверхности руки и лишенные хитиновых колец и крючьев.

К нижней стороне головы прилегает, а иногда и прирастает мускулистая коническая трубка, своим основанием уходящая внутрь мантийной полости. Это **воронка**, или **сифон**,— основной движитель головоногого моллюска, его «реактивный двигатель». Воронка головоногих, так же как и щупальца, является гомологом ноги моллюсков. Если трубка — это сопло, то мантийная полость — это «камера сгорания» живой ракеты. Всасывая в нее воду через мантийную щель, моллюск с силой выталкивает ее затем через воронку. Чтобы вода не вытекала при этом обратно через щель, кальмар ее плотно замыкает при помощи особых «кнопок», находящихся на основании воронки и на внутренней поверхности мантии. Кнопки имеют вид бугорков и соответствующих им углублений и носят название вороночных и мантийных хрящей.

Когда моллюск сокращает мускулатуру брюшной стенки мантии, сильная струя воды бьет из воронки. Реактивная сила, возникающая при этом, толкает моллюска в противоположную сторону. Воронка направлена к переднему концу тела, и поэтому моллюск обычно плывет задним концом вперед. Реактивные толчки и всасывания воды в мантийную полость с неуловимой быстротой следуют одно за другим, и кальмар ракетой проносится в синеве океана. Мускулатура воронки очень совершенна. С ее помощью воронка может поворачиваться в любую сторону, даже назад, что обеспечивает животному возможность разворота и заднего хода.

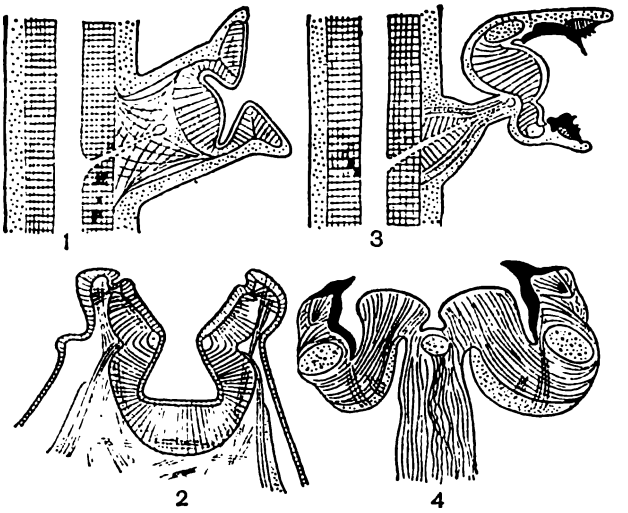
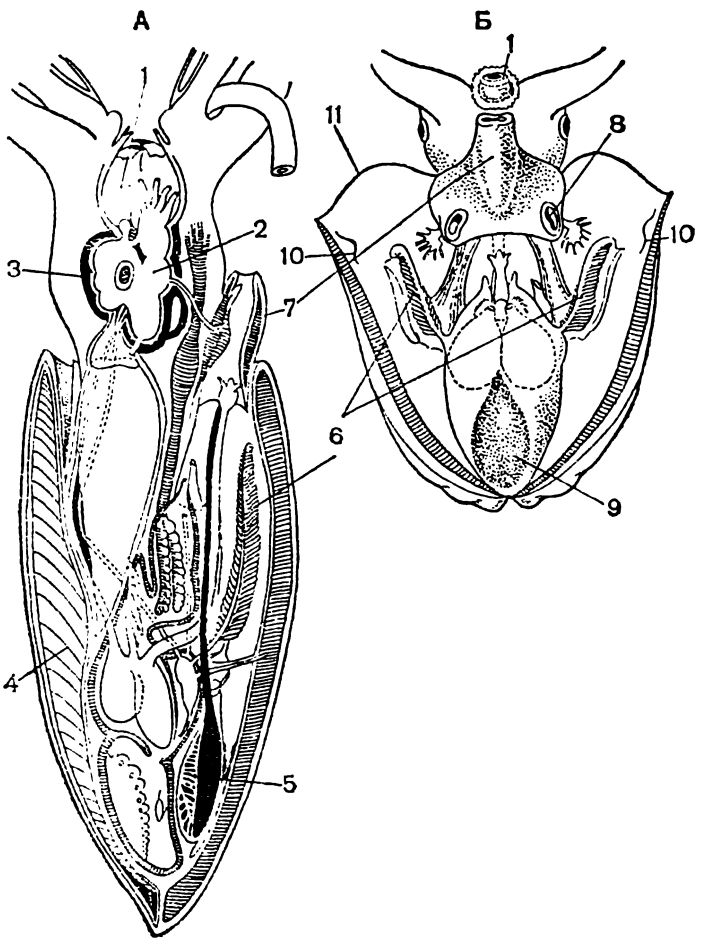


Рис. 98. Присоски осьминогов (*1*, *2*) и присоски с хитиновыми зубцами кальмаров и каракатиц (*3*, *4*).

Рис. 99. Анатомический разрез тела каракатицы (*А*) и осьминога (*Б*):

1 — глотка с клювом; *2* — мозг; *3* — хрящевая капсула; *4* — остаток раковины; *5* — чернильный мешок; *6* — жабры; *7* — воронка; *8* — вороночные хрящи; *9* — внутренностный мешок; *10* — мантийные хрящи; *11* — мантия.



Ротовое отверстие головоногих небольшое. Глотка мускулистая, снабжена двумя крепкими хитиновыми челюстями, напоминающими клюв попугая и называемыми «клювом». В ротовой полости на особом языковидном выступе — одонтофоре помещается радула — хитиновая лента, усаженная рядами мелких зубчиков. У кальмаров обычно 7 продольных рядов зубчиков (как исключение их бывает 5), у Nautilus — 11 рядов. При помощи радулы пища, попавшая в рот моллюска и смоченная слюной, транспортируется далее в пищевод. Донные осьминоги используют очень крепкую радулу для сверления раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков и для выцарапывания кусков мяса из-под панцирей пойманных крабов.

От глотки к желудку тянется тонкая трубка — пищевод, пронзающий на пути к желудку мозг и печень. Поэтому головоногие, несмотря на большой аппетит, не могут проглотить добычу целиком, а вынуждены дробить ее на мелкие куски «клювом», прежде чем отправить ее в рот. Съеденные куски пищи затем попадают в мускулистый желудок, куда поступают пищеварительные соки, вырабатываемые печенью и поджелудочной железой. Активность ферментов этих желез очень высока, и за 4 ч пища переваривается. Всасывание происходит в слепом отростке желудка — цекуме, а также в печени. Непереваренные остатки пищи поступают в кишку и выбрасываются наружу.

Печень — большой овальный орган буроватого цвета, обычно расположенный впереди желудка. Она выполняет несколько функций — производит пищеварительные ферменты, в ней происходит всасывание аминокислот, она же является хранилищем запасных питательных веществ.

На брюшной стороне внутренностной массы лежит чернильный мешок с протоком, который впадает в кишку. Чернильный мешок имеется у большинства головоногих. Отсутствует он лишь у наутилуса, вампиротеутиса и некоторых глубоководных осьминогов.

В верхней части мантийной полости расположены жабры — по одной по обе стороны внутренностной массы (у Nautilus — по две).

Кровь приводится в движение тремя сердцами — главным, состоящим из желудочка и двух предсердий (у Nautilus — из четырех), и двумя жаберными. Главное сердце гонит кровь по телу, а ритмические сокращения жаберных сердец проталкивают венозную кровь через жабры, откуда она, обогащенная кислородом, поступает в предсердие главного сердца. Частота биения сердец зависит от температуры воды. Например, у осьминога при температуре воды 22 °С частота биения сердец составляет 40—50 ударов в 1 мин.

В отличие от других моллюсков, у головоногих кровеносная система почти замкнутая: во многих местах (кожа, мускулатура) имеются капилляры, через которые артерии переходят непосредственно в вены. Высокоразвитая система кровообращения дает возможность головоногим достигать гигантских размеров. Только при наличии системы капилляров возможно существование очень крупных животных, так как только в этом случае обеспечивается полноценное снабжение кислородом и питательными веществами массивных органов гигантов.

Кровь головоногих моллюсков имеет голубой цвет благодаря присутствию в ней дыхательного пигмента гемоцианина, содержащего медь. Гемоцианин вырабатывается в особых жаберных железах.

Органами выделения служат почечные мешки, придатки жаберных сердец и сами жабры. Основной продукт обмена головоногих моллюсков — аммиак (точнее, ионы аммония) — у многих кальмаров выделяется не полностью, а частично накапливается в теле моллюсков, обеспечивая им нейтральную плавучесть.

Все головоногие моллюски раздельнополы. Обычно пол можно определить у созревающих особей, но у пелагических осьминогов — аргонавта и тремоктопуса — самца от самки можно отличить уже при рождении по числу рук: у самца их 7, а у самки — 8. Самцы у головоногих обычно мельче самок, и при созревании одна или две руки их видоизменяются, превращаясь в гектокотиль, при помощи которого самцы во время копуляции переносят сперматофоры на семяприемники самки.

Сперматофоры — «пакеты» с семенной жидкостью — сложно устроены и у разных видов имеют разную форму. Обычно сперматофор представляет собой тонкую, слегка изогнутую трубочку, по форме напоминающую казацкую шашку. Длина его измеряется несколькими миллиметрами или сантиметрами, но у *осьминога Дофлейна* (Octopus dofleini) она достигает 1 м. Сперматофоры образуются в особом отделе, связанном с семенником,— сперматофорном органе, состоящем из нескольких желез и протоков. Этот отдел с четкостью автомата производит сперматофоры, которые накапливаются в особом хранилище — сперматофорном мешке, или нидхэмовом органе. Во время спаривания сперматофоры через выводной канал выходят наружу, подхватываются гектокотилем (видоизмененной рукой) и переносятся на семяприемник самки. У каракатиц и некоторых кальмаров семяприемник располагается на ротовой мембране самки. У иллекса и берритеутиса сперматофоры размещаются на внутренней стенке мантии, у вампиротеутиса — на голове перед глазами.

Строение сперматофора довольно сложно и несколько напоминает устройство мины. Бо́льшую часть его заполняет спермовая масса, к ней примыкает цементное тельце, а далее лежит эйяку-

ляторный аппарат в виде плотно сжатой спиральной пружины и пробки, закрывающей отверстие трубочки.

Нервная система у головоногих моллюсков устроена сложнее, чем у остальных беспозвоночных животных. По степени сложности и высоте организации она не уступает нервной системе рыб. Ганглии очень сближены и по существу образуют единую нервную массу — мозг, который у внутираковинных головоногих к тому же заключен в хрящевую капсулу — череп. По относительной массе мозг головоногих превосходит таковой рыб, но уступает мозгу птиц и млекопитающих.

Мозг состоит из долей, общее число которых у осьминога равно 64. Оптические доли — самые крупные из них — могут составлять $^4/_5$ объема мозга. У пелагических головоногих, в жизни которых зрение играет очень большую роль, они развиты сильнее, чем у донных.

По тонкости чувств, точности восприятия и сложности ответных реакций и поведения головоногие превосходят многих морских животных. Головоногим свойственна хорошая память, причем у них различают кратковременную, промежуточную и долговременную память. Осьминоги и каракатицы прекрасно обучаются, а некоторые задачи они решают столь же успешно, как крысы.

Два звездчатых ганглия — самые крупные из лежащих вне мозга ганглиев. Они расположены на внутренней поверхности мантии — по бокам от средней линии спины. От каждого ганглия отходит свыше десятка нервов. Каждый нерв состоит из одного гигантского аксона (до 1 мм в диаметре).

Среди органов чувств, которыми наделены головоногие моллюски, наибольшей сложности и совершенства достигли глаза. «Если,— писал канадский биолог Н. Беррилл — попросить зоолога указать наиболее поразительную черту в развитии животного мира, он назвал бы не глаз человека (конечно, это удивительный орган) и не глаз осьминога, а обратил бы внимание на то, что оба эти глаза, глаз человека и глаз осьминога, очень похожи». Похожи они не только своим строением, но часто даже и выражением — странный факт, который всегда поражал натуралистов.

Глаза обычно помещаются в углублениях хрящевой головной капсулы и имеют роговицу, радужину со способным к сужению и расширению зрачком, хрусталик и сетчатку. Есть даже веко, как, например, у кальмаров-онихотеутид, которое может закрывать глаз.

Глаз осьминога почти не отличается от глаза млекопитающих животных и человека. Но различия между ними все же есть. Например, роговица глаза у большинства головоногих моллюсков не сплошная, а пронзена спереди небольшим (у каракатиц) или довольно широким (у кальмаров) отверстием. Хрусталик глаза у головоногих не эллиптический, а круглый, разделенный пополам тонкой эпителиальной пластинкой. Аккомодация глаза (установка зрения на разные дистанции, фокусировка) у человека достигается изменением кривизны хрусталика, а у головоногих моллюсков — удалением или приближением его к сетчатке, подобно тому как в фотоаппарате движется объектив.

Ни у кого из обитателей моря нет таких зорких глаз, как у головоногих моллюсков. Только глаза совы, кошки да человека могут составить им конкуренцию. У осьминога на 1 мм^2 сетчатки глаза насчитывается около 64 тыс. воспринимающих свет зрительных элементов, у каракатицы еще больше — 150 тыс., у кальмара Bathyteuthis abyssicola — до 250 тыс., в то время как у карпа их 50 тыс., у кошки — 397 тыс., у человека — 400 тыс., а у совы — 680 тыс.

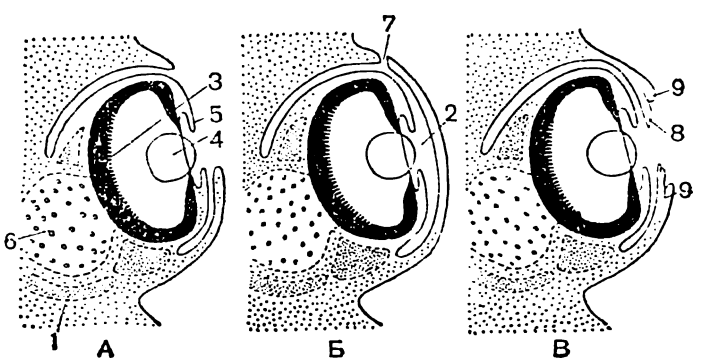
И по размерам глаз головоногие моллюски держат рекорд. Глаз каракатицы лишь в десять раз меньше ее самой. У гигантского кальмара глаз величиной с автомобильную фару. У многих глубоководных головоногих глаза занимают бо́льшую часть головы.

Большинство головоногих моллюсков видят каждым глазом отдельно, но их глаза так велики, что поле зрения близко к 360°. Однако осьминог, когда ему нужно лучше рассмотреть что-либо, поднимает и сближает свои глаза, таким образом он смотрит обоими глазами вместе.

Животные, обитающие на большой глубине в кромешной тьме или в зоне рассеянного слабого освещения, имеют глаза необычного вида — стебельчатые, телескопические и даже разноразмерные. У кальмаров-хистиотеутид, живущих над черной бездной в зоне сумеречного освещения, левый глаз в два раза крупнее правого. Считается, что крупный глаз у этих животных приспособлен для видения в верхних слоях воды, а маленький — в темноте: направлены они одновременно в разные стороны — один смотрит вверх, другой — прямо и вниз. У личинок некоторых глубо-

Рис. 100. Схематический рисунок глаза кальмара (*А*), каракатицы (*Б*) и осьминога (*В*):

1 — головной хрящ; *2* — передняя полость глаза; *3* — сетчатка; *4* — хрусталик; *5* — радужина; *6* — зрительный ганглий; *7* — отверстие в роговице; *8* — роговица; *9* — веко.



ководных кальмаров глаза сидят на стебельках, отходящих от головы вперед и в стороны. У глубоководного осьминога Amphitretus pelagicus глаза, расположенные на «макушке», похожи на маленькие телескопы. Даже у глубоководных головоногих глаза, как правило, хорошо развиты. Известен лишь один слепой моллюск — глубоководный осьминог Cirrothauma murrayi.

Среди головоногих моллюсков наиболее примитивно устроенные глаза имеет наутилус. Его глаза лишены хрусталика, у них очень маленький зрачок. Эти животные, живущие на глубине 200—500 м и ведущие ночной образ жизни, ориентируются в основном по запаху и с помощью осязания.

Головоногие моллюски воспринимают свет также при помощи особых, только им присущих, во многом загадочных органов — внеглазных фоторецепторов. Они имеются у всех головоногих, кроме Nautilus, и представляют собой скопления светочувствительных клеток, связанных с нервной системой, но расположенных в разных частях тела. Например, у осьминога небольшие образования оранжевого или желтого цвета — светочувствительные пузырьки — помещаются на задней стороне звездчатого ганглия, расположенного на внутренней поверхности мантии. У кальмаров, каракатиц и спирулы светочувствительные пузырьки, называемые в этом случае парольфакторными пузырьками, находятся в голове вблизи обонятельной доли мозга. Их называют также «глазами в мозге». У Vampyroteuthis infernalis они внедрены в мышцы спинной стороны мантии. Назначение этих органов до конца не выяснено. Судя по их расположению, предполагают, что они воспринимают свет, падающий сверху, и в зависимости от его силы регулируют уровень собственного свечения, что необходимо для успешного камуфляжа при создании вентрального противосвечения. Моллюски воспринимают свет также и при помощи многочисленных светочувствительных клеток, рассеянных в их коже.

На присосках рук располагаются осязательные и вкусовые рецепторы. Вкус пищи головоногие моллюски распознают главным образом руками. На ободках присосок имеется огромное количество вкусочувствительных клеток, таким образом, каждая присоска участвует в дегустации пищи. Чтобы узнать, соответствует ли его вкусу предлагаемое «блюдо», осьминог пробует его кончиком руки. Чувство вкуса у осьминога настолько тонко, что он, видимо, и врагов распознает на вкус. Например, когда в аквариум с осьминогом выпустили из пипетки каплю воды, взятую в другом аквариуме поблизости от мурены — злейшего врага осьминогов, он испугался, побагровел и пустился наутек.

У головоногих хорошо развито осязание. Особенно важна тактильная информация для осьминогов, живущих на дне в слабо освещенной зоне моря. Поскольку вкусовые и осязательные рецепторы располагаются рядом, видимо, можно считать, что у головоногих моллюсков существует особое, смешанное, хемо-тактильное, или вкусоосязательное, чувство.

Есть у головоногих моллюсков и органы обоняния: у кальмаров это папиллы, или сосочки, расположенные на голове пониже глаз, а у осьминогов это обонятельные ямки.

В затылочной части хрящевого черепа головоногих моллюсков находятся два статоциста — органы равновесия. Это пара пузырьков, наполненных жидкостью и имеющих внутри известковые камешки — статолиты. При малейшем изменении положения тела статолиты касаются чувствительных клеток, стенок пузырька, и животное ориентируется в пространстве. Осьминоги с вырезанными статоцистами теряли равновесие, плавали спиной вниз, вертелись волчком и путали верх и низ.

Что касается слуха, то пока не ясно, есть ли он у головоногих. Считается, что они глухи, и даже высказывают предположение, что глухота является специальным приспособлением, защищающим этих моллюсков от шока, который может быть вызван гидролокаторами китов — их злейших врагов. По крайней мере попытки выработать у головоногих рефлексы на звуковые раздражители не увенчались успехом. Но в то же самое время несомненно, что кальмары и каракатицы воспринимают низкочастотные звуки, например шум винта судна, звуки, производимые питающимися кальмарами, шум дождя. Звуковые приманки с успехом используют при промысле кальмаров.

Головоногие моллюски обитают только в океанах и полносоленых морях. Содержание солей в воде должно быть не менее 33‰. Поэтому эти моллюски не встречаются ни в Черном, ни в Балтийском морях. Только некоторые прибрежные виды кальмаров-лолигинид могут переносить опреснение. Например, Lolliguncula tydeus, L. brevis, обитающие у берегов Центральной Америки, могут заходить в мелководные бухты и эстуарии рек. Однако в сезон дождей — в период максимального распреснения — они покидают эти районы.

Головоногие моллюски чрезвычайно многочисленны в тропических и субтропических водах, но обитают и в умеренных водах, и в полярных морях. Они встречаются от поверхности до абиссальных глубин.

Кальмары принадлежат к числу самых активных, быстрых и маневренных обитателей океана. Реактивный способ движения, присущий всем головоногим, у кальмаров доведен до совершенства, и это помогает им соперничать с рыбами, и даже уподобляться птицам. Среди кальмаров есть немало таких, которые, спасаясь от погони, могут взлетать в воздух и в планирующем полете про-

носиться над волнами десятки метров. Многие из кальмаров, прежде всего принадлежащих к семейству Ommastrephidae, способны совершать дальние путешествия к местам нагула, а затем возвращаться в районы нереста, проплывая при этом расстояния в тысячи морских миль.

Осьминоги и каракатицы держатся вблизи дна. Каракатицы населяют прибрежное мелководье. Здесь они плавают или лежат на дне, наполовину закопавшись в песок и подстерегая добычу. Опустившись на грунт, сепия волнообразными движениями плавников взмучивает его. Осаждаясь, грунт покрывает моллюска тонким слоем, оставляя открытыми только глаза. У самого дна держатся и другие представители отряда каракатиц (Sepiola, Rossia) (табл. 21, 23).

Подавляющее большинство осьминогов — тоже донные животные. Они предпочитают каменистые грунты, где проводят время, затаившись среди камней или в расселинах скал. Многие донные осьминоги могут передвигаться по дну на руках. Для этого обычно служат боковые пары рук, которые, как правило, длиннее прочих. Моллюски приподнимаются на руках, опускают туловище вниз и поворачивают отверстие воронки вбок. В такой позе осьминоги напоминают уродливого головастого человечка. Некоторым исследователям приходилось наблюдать передвижение осьминогов по дну «на цыпочках» — на самых кончиках вытянутых вертикально вниз рук. В критические минуты осьминоги, как и кальмары, движутся реактивным способом и могут развивать большую скорость — до 15 км/ч. Так же как и кальмары, некоторые осьминоги могут совершать миграции.

Наряду с активными животными, каковыми являются вышеописанные типичные кальмары, каракатицы и осьминоги, в классе головоногих есть множество малоподвижных моллюсков, парящих в толще воды и пассивно дрейфующих с течениями. Таких головоногих следует относить к планктонному сообществу. У некоторых из них студневидные тела и они больше похожи на медуз, чем на осьминогов; у других, например у кальмаров-кранхиид, тонкие кожистые мантии, почти лишенные мускулов, прозрачные или полупрозрачные. Эти животные обитают, как правило, на глубине 100 м и более. В то время как нектонные животные, обычно имеющие плотные мускулистые тела, которые тяжелее воды, чтобы не утонуть, должны непрерывно плавать, эти слабые безмускульные создания, имеющие нейтральную плавучесть, парят в воде.

У головоногих моллюсков существует несколько способов достижения нейтральной плавучести: при помощи раковин, камеры которых могут заполняться газом (у Sepia, Spirula, Nautilus), путем максимального обводнения тела моллюска (у глубоководных пелагических осьминогов), за счет накопления в печени большого количества легких жиров (у гонатид) и, наконец, благодаря присутствию в теле легкой жидкости (у кальмаров-кранхиид и некоторых других). Такой жидкостью является раствор хлорида аммония — продукт обмена головоногих моллюсков, который у других Cephalopoda обычно выделяется из организма. У многих мезопелагических и батипелагических кальмаров эта жидкость либо накапливается в теле, концентрируясь в целоме, как у кальмаров-кранхиид, либо находится в распыленном состоянии в тканях головы, мантии и конечностей, как у большинства других аммиачных кальмаров. В последнем случае мускульная ткань замещается губчатой, клетки которой сильно вакуолизированы. У кальмаров родов Architeuthis, Octopoteuthis и Alluroteuthis эта губчатая ткань обнаружена во всем теле; у кальмаров рода Histioteuthis она в основном находится в конечностях; у кальмаров семейств Chiroteuthidae и Mastigoteuthidae — преимущественно в толстых и длинных вентральных руках; у личинок хиротеутисов — в длинной и толстой шее.

Из 25 семейств кальмаров, известных в настоящее время, нейтральная плавучесть отмечена у представителей 12 семейств. Среди аммиачных кальмаров есть мелкие животные, но есть и крупные и даже гигантские: раствор хлорида аммония обнаружен также в теле у Architeuthis и Mesonychoteuthis.

Нейтральная плавучесть характерна для глубоководных животных. На глубинах крейсерские скорости не нужны, и активный образ жизни нектонных животных замещается здесь пассивным или полупассивным. Глубоководных головоногих можно сравнить с дирижаблями, тогда как нектонных — с самолетами.

Все головоногие моллюски — хищники. Лишь Nautilus иногда не брезгует падалью. Основная пища головоногих — рыба, крабы, креветки, эвфаузиды и другие ракообразные, брюхоногие и двустворчатые моллюски. Они, как правило, питаются любыми живыми организмами, находящимися поблизости и доступными по размерам. Обычно размер жертвы кальмаров не превышает $^1/_3$ длины самого хищника. Но иногда, будучи в раздраженном состоянии, кальмары могут нападать и на более крупную добычу. Известны случаи, когда гигантские кальмары-дозидикусы нападали на своих собратьев, попавшихся на удочку, а также и на таких крупных рыб, как тунцы.

Каннибализм у головоногих моллюсков широко распространен. Многие кальмары часто поедают собственную молодь, оказавшуюся поблизости. Молодые кальмары и осьминоги живут в постоянном страхе за свою жизнь, которой угрожает алчность их более крупных собратьев. Это одно из обстоятельств, затрудняющих содержание осьминогов в аквариумах.

Хотя головоногие моллюски и очень прожорливы, при необходимости они могут подолгу голодать. Насиживающие самки осьминогов ничего не едят больше двух месяцев.

Головоногие моллюски, без сомнения, самые агрессивные и воинственные обитатели морей. Невидимыми, но прочными нитями биологических взаимоотношений головоногие связаны со всеми обитателями океана. Они поедают рыб, ракообразных и моллюсков и сами становятся пищей миллионов пожирающих их хищников: рыб (акулы, тунцы, макрели, алепизавры, клыкачи); птиц (альбатросы, поморники, фрегаты, пингвины); морских зверей (тюлени, дельфины, киты и самый крупный из зубатых китов — кашалот). Головоногими питаются практически все крупные морские позвоночные. Легче, наверное, назвать тех, кто не ест головоногих, чем перечислять всех потребителей этих моллюсков. Головоногих потребляют во всей толще воды: у поверхности океана они становятся добычей птиц и дельфинов, в более глубоких слоях воды ими питаются рыбы и разные млекопитающие, а на большой глубине на них охотится кашалот.

Ежегодно в летние месяцы начинается миграция кашалотов в холодные полярные моря на откорм. Стада этих гигантов откармливаются на скоплениях рыб и кальмаров. В южных полярных районах — в водах Антарктики кальмары составляют основу пищи кашалота.

Врагов у головоногих много. Но головоногие не сдаются без борьбы: они отлично вооружены. Их руки усажены сотнями присосок, а у многих кальмаров — также и когтями, острыми и кривыми, как у кошек. Зубов нет, но есть клюв. Роговой, крючковатый, он без труда прокусывает кости рыб и панцири крабов. Каракатица может раздробить клювом панцирь большого рака или череп рыбы, вдвое более крупной, чем сама. Четырех-, шестикилограммовые кальмары-дозидикусы легко перекусывают проволочную леску спиннинга, и поэтому опытные спиннингисты, желая «поудить» этих животных, применяют прочную стальную жилку.

Даже новорожденные осьминоги не бывают безоружными. Пока у них не развились собственные боевые средства, малютки вооружаются «ядовитыми стрелами» медуз и физалий, которые, как известно, начинены стрекающими клетками. Например, молодь пелагического осьминога из рода Tremoctopus обрывает жгучие щупальца физалий и устилает ими свои руки. Видимо, поэтому маленькие осьминоги держатся вблизи флотилий физалий — «португальских военных корабликов».

Одно из самых удивительных защитных приспособлений, которое головоногие моллюски приобрели в процессе эволюции, это чудо-оружие — чернильная бомба. В минуту опасности головоногие выбрасывают из воронки струю черной жидкости — чернил. Чернила расплываются в воде густым облаком, и под прикрытием «дымовой завесы» моллюск благополучно удирает, оставляя врага блуждать в потемках.

В чернилах содержится органическое вещество из группы меланинов, близкое по составу к пигменту, которым окрашены наши волосы. Оттенок чернил у разных головоногих не одинаков: у каракатиц он коричневый, а у осьминогов — черный.

Чернила вырабатывает особый орган — грушевидный вырост прямой кишки, называемый чернильным мешком. Это плотный пузырек, разделенный перегородкой на две части. Верхняя часть отведена под запасной резервуар, в нем хранятся чернила, нижняя — заполнена тканями самой железы. Ее клетки набиты зернами черной краски. Старые клетки постепенно разрушаются, их краска растворяется в соках железы и получаются чернила. Они поступают на «склад» — перекачиваются в верхнюю часть пузырька, где хранятся до первой тревоги.

Не все содержимое чернильного мешка выбрызгивается за один раз. Обыкновенный осьминог может ставить «дымовую завесу» шесть раз подряд, а через полчаса уже полностью восстанавливает весь израсходованный запас чернил. Красящая способность чернильной жидкости необычайно велика. Каракатица за пять секунд окрашивает извергнутыми чернилами всю воду в большом аквариуме, а гигантские кальмары извергают из воронки столько чернильной жидкости, что морская вода мутнеет на протяжении сотни метров.

Головоногие моллюски рождаются уже с мешком, наполненным чернилами. Одна крошка-каракатица, едва выбравшись из оболочки яйца, ознаменовала свое появление на свет пятью чернильными залпами.

В последние десятилетия биологи сделали неожиданное открытие. Оказалось, что традиционное представление о «дымовой завесе» головоногих моллюсков следует основательно пересмотреть. Наблюдения показали, что выброшенные головоногими чернила растворяются не сразу, не раньше чем на что-нибудь наткнутся. Они долго, до десяти минут и больше, висят в воде темной и компактной каплей. Но самое поразительное, что форма капли напоминает очертания выбросившего ее животного. Хищник вместо убегающей жертвы хватает эту каплю. Вот тогда она «взрывается» и окутывает врага темным облаком. Акула приходит в полное замешательство, когда стайка кальмаров одновременно, как из многоствольного миномета, выбрасывает целую серию «чернильных бомб». Акула мечется из стороны в сторону, хватает одного мнимого кальмара за другим и вскоре вся окутывается облаком рассеянных чернил.

В 1956 г. доктор Д. Холл опубликовал в английском журнале «Нейчур» интересные наблюде-

ния над маневрами, к которым прибегает кальмар, подменяя себя чернильным макетом[1].

Зоолог посадил кальмара в кадку и попытался поймать его рукой. Когда его пальцы были уже в нескольких дюймах от цели, кальмар внезапно потемнел и, как показалось Холу, замер на месте. В следующее мгновение Хол схватил... чернильный макет, который развалился у него в руках. Обманщик плавал в другом конце кадки.

Хол повторил свою попытку, но теперь внимательно следил за кальмаром. Когда его рука вновь приблизилась, кальмар снова потемнел, выбросил «бомбу» и ту же стал мертвенно бледным, затем невидимкой метнулся в дальний конец кадки.

До чего тонкий маневр! Кальмар ведь не просто оставил вместо себя свое изображение. Нет, это сцена с переодеванием. Сначала он резкой сменой окраски привлекает внимание противника. Затем тут же подменяет себя другим темным пятном — хищник автоматически фиксирует на нем свой взгляд — и исчезает со сцены, переменив «наряд». Обратите внимание: теперь у кальмара окраска не черная, а белая.

Чернила головоногих моллюсков обладают еще одним удивительным свойством. Американский биолог Мак-Гинити провел серию экспериментов над калифорнийским осьминогом и муреной. И вот что установил: чернила осьминога, оказывается, парализуют обонятельные нервы хищных рыб! После того как мурена побывает в чернильном облаке, она утрачивает способность распознавать запах притаившегося моллюска, даже когда натыкается на него. Больше часа длится парализующее действие осьминожьего наркотика!

Чернила головоногих моллюсков в большой концентрации опасны и для них самих. В море, на воле, осьминог избегает вредоносного действия своего оружия, быстро покидая отравленное место. В ограниченном пространстве ему нелегко это сделать. В бассейнах с плохой сменой воды концентрация чернил быстро превышает допустимую норму, отравляет пленников, и они гибнут.

Опасны ли чернила головоногих для человека?

Ответить на этот вопрос попросим такого знатока подводной охоты, как Джеймс Олдридж[2]. Он говорит: «Я настолько свободно вел себя с осьминогом, что получил струю чернил прямо в лицо. А так как я был без маски, то жидкость попала мне в глаза и ослепила. Окружающий мир от этого, правда, не потемнел, а окрасился в чудный янтарный цвет. Все вокруг казалось мне янтарного цвета до тех пор, пока пленка этих чернил держалась у меня на глазах. Это длилось минут десять или около того. Этот случай не повлиял на мое зрение».

В той же книге Олдридж пишет: «Осьминоги удивительно быстро и гармонично окрашиваются под цвет окружающей их местности, и когда вы, подстрелив одного из них, убьете или оглушите его, он не сразу потеряет способность менять окраску. Это я наблюдал однажды сам, положив добытого осьминога на газетный лист для разделки. Убитый осьминог моментально изменил окраску, сделавшись полосатым, в белую и черную полоску!» Ведь он лежал на печатной странице и скопировал ее текст, запечатлев на своей коже чередование черных строк и светлых промежутков. По-видимому, осьминог этот не был еще мертв, глаза его еще воспринимали оттенки меркнувших красок солнечного мира, который он навсегда покидал.

Даже среди высших позвоночных животных немногие обладают бесценным даром изменять по прихоти или необходимости окраску кожи, перекрашиваться, копируя оттенки внешней декорации.

У всех головоногих моллюсков под кожей расположены эластичные, как резина, клетки. Они набиты краской, словно акварельные тюбики. Научное название этих чудесных клеток — хроматофоры. Каждый хроматофор — микроскопический шарик (когда пребывает в покое) или точечный диск (когда растянут), окруженный по краям, будто солнце лучами, множеством тончайших мускулов-дилататоров, т. е. расширителей. Лишь у немногих хроматофоров только 4 дилататора, обычно их больше — около 24. Дилататоры, сокращаясь, растягивают хроматофор, и тогда содержащаяся в нем краска занимает в десятки раз большую, чем прежде, площадь. Диаметр хроматофора может увеличиваться в 60 раз — от размеров иголочного острия до величины булавочной головки. Иными словами, разница между сократившейся и растянутой «цветной» клеткой столь велика, сколь она велика между двухкопеечной монетой и автомобильным колесом.

Когда мускулы-расширители расслабляются, эластичная оболочка хроматофора принимает прежнюю форму. Хроматофор растягивается и сокращается с исключительной быстротой. Он изменяет свой размер за одну-две секунды.

Каждый дилататор соединен нервами с клетками головного мозга. У осьминогов «диспетчерский пункт», заведующий сменой декораций, занимает в мозгу две пары лопастевидных долей.

---

[1] Правда, еще в 1878 г. бельгийский ученый Л. Фредерик писал, что каракатица сепиола выбрасывает чернильные капли, похожие на нее по форме, и благодаря такой имитации спасается от хищников. Но этому наблюдению не придали значения. Так нередко случалось и с другими открытиями, идущими вразрез с общепринятым мнением. Прошло почти сто лет, прежде чем наблюдение Фредерика было вновь «открыто». Исследованием этого вопроса наука обязана многим натуралистам, и в первую очередь должны быть упомянуты немецкий зоолог В. Шефер и английский океанолог Д. Холл.

[2] Джеймс Олдридж — английский писатель и спортсмен, написал превосходную книгу «Подводная охота», изданную в 1960 г. издательством «Физкультура и спорт» на русском языке.

Передняя пара контролирует окраску головы и щупалец, задняя — туловища. Каждая лопасть управляет своей, т. е. правой или левой, стороной. Если перерезать нервы, ведущие к хроматофорам правой стороны, то на правом боку моллюска застынет одна неизменная окраска, в то время как его левая сторона будет «играть» колерами разных тонов.

Какие органы корректируют работу мозга, заставляя его изменять окраску тела точно в соответствии с окружающим фоном? Прежде всего это глаза. Зрительные впечатления, полученные животными, поступают к нервным центрам, а те подают соответствующие сигналы хроматофорам: растягивают одни, сокращают другие, добиваясь сочетания красок, наиболее пригодного для маскировки. Слепой на один глаз осьминог теряет способность легко менять оттенки на безглазой стороне тела. Удаление второго глаза приводит к почти полной потере способности менять окраску.

Исчезновение цветовых реакций у ослепленного осьминога неполное, потому что изменение окраски зависит от впечатлений, полученных не только глазами, но и... присосками. Если лишить осьминога щупалец или срезать с них все присоски, он бледнеет и, как ни пыжится, не может ни покраснеть, ни позеленеть, ни стать черным.

Хроматофоры головоногих содержат черные, коричневые, красно-бурые, оранжевые и желтые пигменты. Самые крупные — темные хроматофоры, в коже они лежат ближе к поверхности. Самые мелкие — желтые. Каждый моллюск наделен хроматофорами только трех цветов: коричневыми, красными и желтыми. Их сочетание, конечно, не может дать всего разнообразия оттенков, которыми знамениты головоногие моллюски. Металлический блеск, фиолетовые, серебристо-голубые, зеленые и голубовато-опаловые тона сообщают их коже клетки особого рода — п р и д и о ц и с т ы. Они лежат под слоем хроматофоров и за прозрачной оболочкой прячут множество блестящих пластиночек. Иридиоциты заполнены рядами «зеркал», целой системой «призм» и «рефлекторов», которые отражают и преломляют свет, разлагая его на разные цвета спектра.

Раздраженный осьминог из пепельно-серого через секунду может стать черным и снова превратиться в серого, продемонстрировав на своей коже все тончайшие переходы и нюансы в этой цветовой гамме. Бесчисленное разнообразие оттенков, в которые окрашивается тело осьминога, можно сравнить лишь с изменчивым цветом вечернего неба и моря.

Если кому-нибудь пришло бы в голову устроить всемирное состязание «хамелеонов», первый приз наверняка получила бы каракатица. В искусстве маскироваться никто не может с ней соперничать, даже осьминог. К любому грунту каракатица приспосабливается без труда. Только что она была полосатой, как зебра, опустилась на песок и тут же перекрасилась — стала песочно-желтой. Проплыла над белой мраморной плитой — побелела. Вот лежит она на гальке, освещенной солнцем, ее спину украшает узор из светлых (в тон солнечным бликам) и серо-бурых пятен. На черном базальте каракатица черная, как ворон, а на пестром камне пегая. В литературе описано девять цветовых образцов «масок», которыми пользуется каракатица для выражения чувств и маскировки.

Полосатая или пятнистая окраска, составленная из резко контрастирующих элементов (черные полосы на белой шкуре либо белые на черной, или черные пятна на желтом фоне), встречается у многих животных: тигра, леопарда, ягуара, оцелота, жирафа, антилоп куду, бонго, окапи, рыб, змей, бабочек. Обратили ли вы внимание, что у всех перечисленных животных полосы и пятна идут рядами поперек тела? Ведь это не случайно. Дело в том, что поперечные полосы, достигая границ силуэта, внезапно обрываются. Сплошная линия контура при этом расчленяется чередующимися белыми и черными полями расцветки, и животное, теряя привычные глазу очертания, сливается с фоном местности. К такому же способу маскировки прибегают и люди, когда раскрашивают военные корабли и другие объекты светлыми и темными пятнами, расчленяющими контуры маскируемого сооружения. Контрастирующие полосы, расчленяя силуэт каракатицы, помогают ей сливаться с окраской любого грунта. Ведь зебровидный рисунок — универсальный камуфляж.

Издавна известна способность головоногих моллюсков к свечению. Французский натуралист Жан Батист В е р а н и любил приходить на берег моря, когда рыбаки возвращались с уловом. Диковинных животных привозили их лодки. Однажды недалеко от Ниццы он увидел на берегу толпу людей. В сети попалось существо совершенно необычное. Тело толстое — мешком, как у осьминога, но щупалец десять, и связаны они тонкой перепонкой.

Верани опустил причудливого пленника в ведро с морской водой; «в тот же момент,— пишет он,— я был захвачен удивительным зрелищем сверкающих пятен, которые появились на коже животного. То это был голубой луч сапфира, который слепил меня, то опаловый — топаза, то оба богатых оттенками цвета смешивались в великолепном сиянии, окружавшем ночью моллюска, и он казался одним из самых чудеснейших творений природы».

Так в 1834 г. Жан Батист Верани открыл б и о л ю м и н е с ц е н ц и ю головоногих моллюсков. Он не ошибся, когда решил, что многочисленные голубоватые точки на теле животного — светящиеся органы — ф о т о ф о р ы. У глубоководного кальмара из рода Histioteuthis, которого исследовал Верани, около двухсот таких ярких «фо-

нариков»; некоторые из них достигают в диаметре 7,5 мм.

Фотофор по конструкции напоминает прожектор или автомобильную фару. И форма у него приблизительно такая же — полусферическая. Орган покрыт со всех сторон, кроме обращенной наружу светящейся поверхности, черным светонепроницаемым слоем. Дно фотофора выстлано блестящей тканью. Это зеркальный рефлектор. Непосредственно перед ним расположен источник света — фотогенное тело, масса фосфоресцирующих клеток. Сверху «фара» прикрыта прозрачной линзой, а поверх нее — диафрагмой (слоем черных клеток — хроматофоров). Надвигая на линзу диафрагму, животное может регулировать силу света «фары» и даже полностью ее погасить.

Светящиеся органы кальмаров наделены, кроме того, целым рядом других оптических устройств. У Histioteuthis, например, исходящий от фотогенной массы свет пересекает косо поставленное «зеркало». Особые мускулы поворачивают «зеркало» в разные стороны, и луч света меняет направление.

Есть в фотофорах и светофильтры-экраны из разноцветных клеток. Иногда роль светофильтра выполняет цветной рефлектор. Нередко один моллюск обладает осветительными средствами десяти различных конструкций.

Фотофоры в большей степени присущи кальмарам. Они располагаются на поверхности их тела, на концах рук (у Abraliopsis, Batoteuthis), на стеблях щупалец (у Lycoteuthis), на концах булавы (у Chiroteuthis). Некоторые кальмары буквально усеяны крупными и мелкими фотофорами, и не только снаружи, но и изнутри. Lycoteuthis diadema носит под мантией «пояс огненных драгоценных камней». Свет от сияющих «камней» проникает наружу через прозрачные «окна» в коже и мускулатуре этих животных.

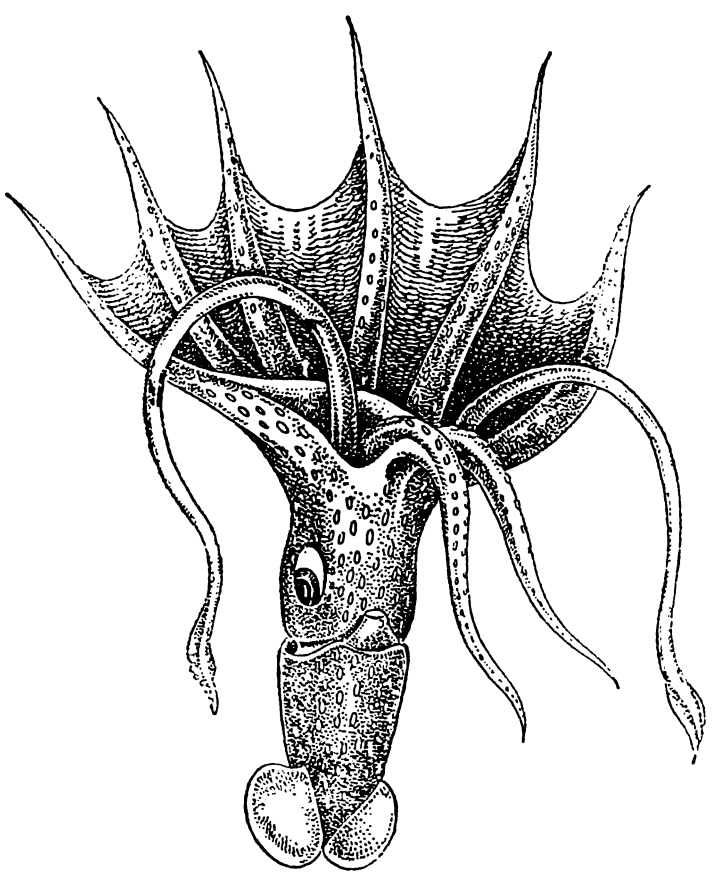
Часто фотофоры сидят на глазах — на веках или даже на самом глазном яблоке, а иногда они сливаются в сплошные полосы, окружающие глазную орбиту светящимся полукольцом.

У многих мезопелагических кальмаров фотофоры расположены на вентральной поверхности мантии, головы и рук, а также на вентральной стороне глаз и на внутренних органах. Свет от них при горизонтальном положении тела кальмара должен быть направлен вниз. Американские ученые Янги Ропер установили, что кальмары родов Histioteuthis, Octopoteuthis, Abraliopsis способны изменять интенсивность собственного свечения в зависимости от интенсивности падающего сверху света. Чем сильнее освещенность, тем ярче загораются фотофоры, и наоборот, при наступлении темноты меркнут и гаснут эти фонарики. Это своего рода камуфляж. Несветящиеся кальмары были бы видны снизу как темные силуэты на светлом фоне неба, а включение фотофоров делает их невидимыми.

У каракатиц светящиеся органы иного строения, чем у кальмаров: в них нет твердой массы фотогенных клеток. Светящиеся фонарики каракатиц — самые экономные в мире лампочки. Без перезарядки горят они годами. Дающее свет «горючее» размножается быстрее, чем успевает сгорать. Каракатицы носят в особой капсуле внутри тела целый мирок светящихся бактерий. «Пузырек» с бактериями погружен в углубление чернильного мешка. Дно углубления выложено, словно перламутром, слоем блестящих клеток. Это зеркальный рефлектор. У «карманного фонарика» каракатицы есть и линза-коллектор. Студневидная и прозрачная, лежит она сверху — на мешочке с бактериями. У «фонарика» есть и выключатель. Когда нужно «потушить» свет, каракатица выделяет в мантийную полость несколько капелек чернил. Чернила покрывают тонкой пленкой мешочек с бактериями, как бы набрасывают на него черное покрывало, и свет гаснет.

Двурогой сепиолой назвали зоологи *чочин-ику* (Sepiola birostrata) — миниатюрное создание размером с ноготь большого пальца, которое охотится за рачками вблизи берегов Японии и Курильских островов. Ночью сепиола светится. Лучезарный нимб окружает ее крошечное тельце, и сияющая малютка парит над черной бездной моря, как

Рис. 101. Кальмар Histioteuthis bonnellii.



живая звездочка. Поймать сепиолу нетрудно. Годится для этого простой сачок на длинной палке. Перевернув ее на спину и осторожно отогнув край мантии, мы увидим большой, двурогой формы (отсюда и название малютки) пузырек. Он наполнен слизью и лежит на чернильном мешке, покрывая его целиком. Это м и ц е т о м [1] — «садок» для светящихся бактерий.

Наблюдения показали, что чочин-ика, спасая свою жизнь, мечет во врага «жидкий огонь» — мгновенно вокруг животного вспыхивает светящееся облако. Хищник, пытавшийся схватить каракатицу, слепнет. Тем временем моллюск спешит укрыться в безопасном месте.

Однако наилучших результатов в «огнеметном» искусстве добился *гетеротеутис* (Heteroteuthis)— «пиротехник», о котором писал еще Аристотель. Гетеротеутис живет в Атлантическом океане и Средиземном море на небольшой глубине — до 500—1000 м.

Мицетом Heteroteuthis снабжен большим резервуаром. При сокращении мускулатуры его эластичных стенок миллионы бактерий извергаются наружу, вспыхивая в глубинах моря ярким фейерверком.

Фотофоры выполняют разные функции. Обладатели фотофоров скрываются с их помощью от врагов или их отпугивают, а также опознают друг друга. Кроме того, фотофоры могут служить приманкой, например фонарики на концах длинных и тонких щупалец у Chiroteuthis.

Светящиеся органы головоногих моллюсков работают очень экономно: 80 и даже 93% излучаемого ими света составляют лучи с короткой волной и только несколько процентов — тепловые лучи. В электрической лампочке лишь 4% подведенной энергии преобразуется в свет, а 96% — в тепло. В неоновой лампе коэффициент полезного действия несколько выше — до 10%.

Автотомия (самокалечение) — древнейшее средство страхования жизни — есть в арсенале защитных приспособлений и у осьминогов. Восемь длинных рук, которые исследуют каждую пядь незнакомого пространства, когда осьминог выходит на охоту, чаще других частей тела подвергаются опасности. Щупальца прочные — ухватившись за одно, можно вытащить из норы и всего осьминога. Вот тут спрут автотомирует себя: мышцы попавшего в плен щупальца спазматически сокращаются. Сокращаются они с такой силой, что сами себя разрывают. Щупальце отваливается, словно отрезанное ножом.

Осьминог Octopus defilippi в совершенстве постиг искусство автотомирования. Схваченный за руку, он тотчас расстается с ней. Щупальце отчаянно извивается: это ложный маневр — враг бросается на щупальце и упускает главную цель. Отверженное щупальце долго дергается и, если отпустить его на свободу, пытается даже ползти и может присасываться.

У самок пелагического осьминога из рода Tremoctopus очень длинные дорсальные руки с широкими кожистыми оторочками, украшенными по краям большими глазчатыми пятнами. При нападении хищника кусок схваченной руки отрывает-

[1] Мицетомы — камеры со светящимися симбиотическими бактериями. Они найдены только у каракатиц и ряда кальмаров (Loliginidae), которые по анатомическим признакам близки к каракатицам, хотя внешне и не похожи на них.

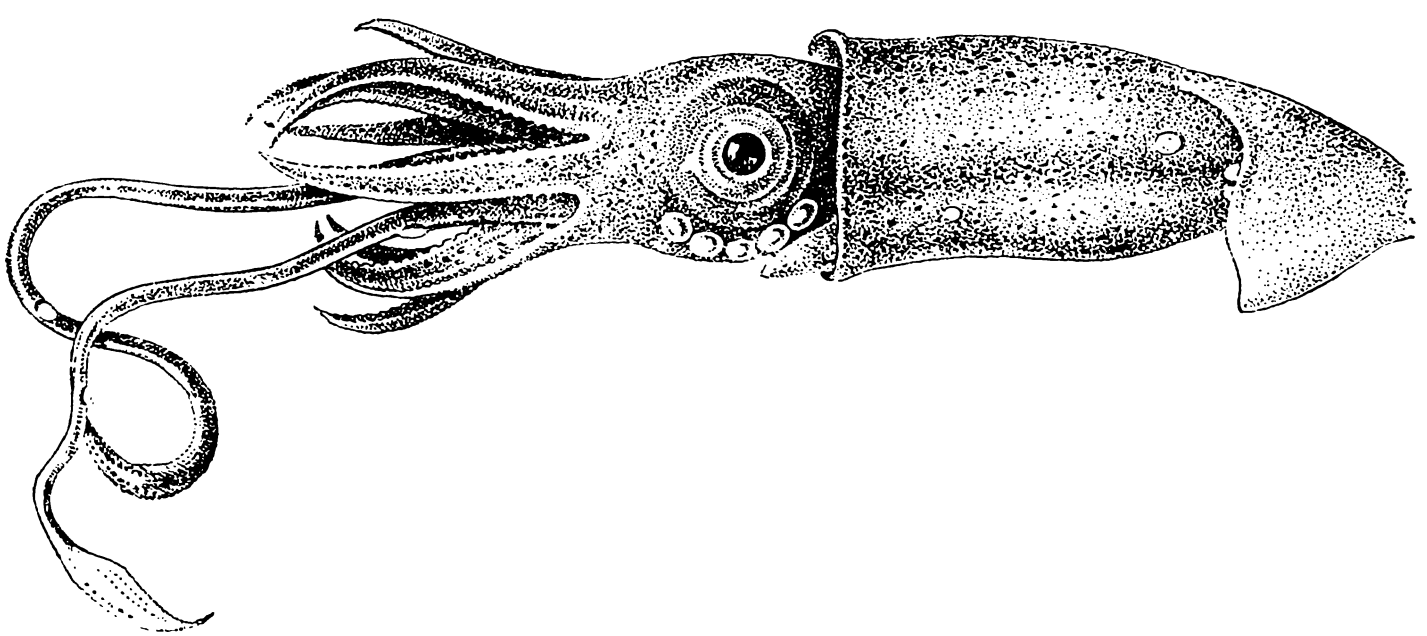


Рис. 102. Чудесная лампа Lycoteuthis diadema.

ся прямо по бороздке. Поэтому у самок Tremoctopus руки обычно оборванные.

Во время размножения самцы головоногих моллюсков одной из рук — гектокотилем — достают из мантийной полости упакованную в «пакеты» сперму и переносят ее на семяприемники самки. «Пакеты» со спермой — сперматофоры по форме обычно напоминают бутыль, трубочку, казацкую шашку. Размеры сперматофоров—от 3 мм до 115 см (у осьминога Octopus dofleini). Сперматофоры хранятся в нидхэмовом органе. Они лежат компактной пачкой параллельно друг другу. Во время размножения струи воды выносят сперматофоры наружу через воронку. Здесь моллюск подхватывает их одной из своих рук и «преподносит» самке.

Румынский биолог Эмиль Раковица был первым исследователем (не считая, может быть, Аристотеля), которому удалось наблюдать спаривание осьминогов. Животные сидели на некотором расстоянии друг от друга. Самец удерживал самку одной из восьми рук, а гектокотилем доставал из своей мантийной полости сперматофоры и переносил их в мантийную полость самки.

У многих видов осьминогов гектокотиль имеет форму гибкой руки, снабженной двумя пальцами, из которых один очень длинный (лигула), второй очень короткий (калямус). Этими пальцами и захватываются сперматофоры.

В высшей степени замечательное приспособление к оплодотворению наблюдается у мелких пелагических осьминогов из группы Argonautoidea — у тремоктопусов, оцитое, аргонавтов. Очень крупный гектокотиль у самцов аргонавтов и тремоктопусов развивается в особом мешке на голове. Зрелый гектокотиль отрывается от тела самца и, извиваясь, уплывает на розыски самки своего вида. Найдя самку, гектокотиль заползает в ее мантийную полость, где содержащиеся внутри его сперматофоры «взрываются» и оплодотворяют яйца. Подробнее об этом будет рассказано в главе об аргонавтах.

У более крупных осьминогов рода Ocythoe наполненные спермой гектокотили тоже отрываются от тела самца, плывут самостоятельно и, найдя самку, заползают в ее мантийную полость и присасываются.

Сперматофоры других головоногих моллюсков обычно переносятся самцом непосредственно в мантийную полость самки и помещаются там вблизи от входа в яйцевод. Однако это наблюдается не у всех головоногих, а главным образом у осьминогов. У многих форм (Nautilus, Sepia, Sepiola, Loligo и некоторых других кальмаров) сперматофоры прикрепляются самцом к семяприемникам самки, находящимся на ее ротовом конусе.

Оплодотворение яиц головоногих моллюсков большей частью происходит при их откладке, когда они выходят из яйцевода и попадают в мантийную полость или когда проходят мимо рта, будучи вынесенными током воды через воронку. При этом сперма захватывается студенистой оболочкой яиц или слизистой массой, покрывающей их. Только у Argonautoidea яйца оплодотворяются еще в яйцеводе, в нем же находят последующие стадии развития яиц, которые к моменту откладки прошли уже по крайней мере дробление. У Ocythoe процесс развития яиц во время их пребывания в яйцеводах заходит настолько далеко, что этот осьминог, по некоторым сведениям, рождает вполне сформировавшихся детенышей.

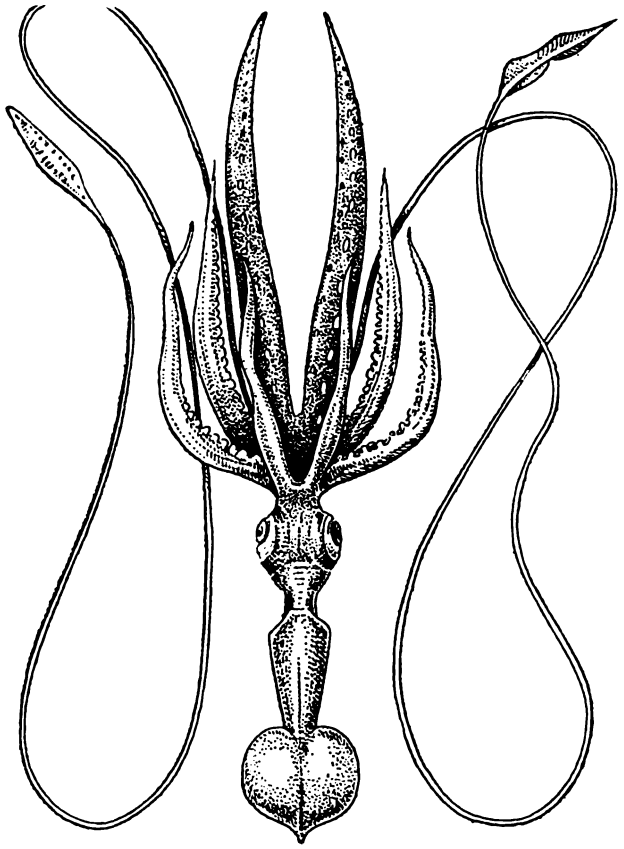


Рис. 103. Кальмар Chiroteuthis veranyi.

Достоверно установлено, что живородящие формы имелись уже среди аммонитов. В жилой камере раковины верхнеюрской Oppelia были найдены остатки раковин 60 детенышей. Известны отпечатки других аммонитов (Dactylioceras commune, Harpoceras lythense) вместе с молодью внутри раковины.

Таким образом, в пределах класса Cephalopoda мы встречаемся с тремя различными типами размножения, представляющими собой последовательное развитие одного и того же процесса: наружным оплодотворением, внутренним оплодотворением и живорождением.

Яйца кальмаров еще в яйцеводах самки «упаковываются» в длинные студенистые нити, которые

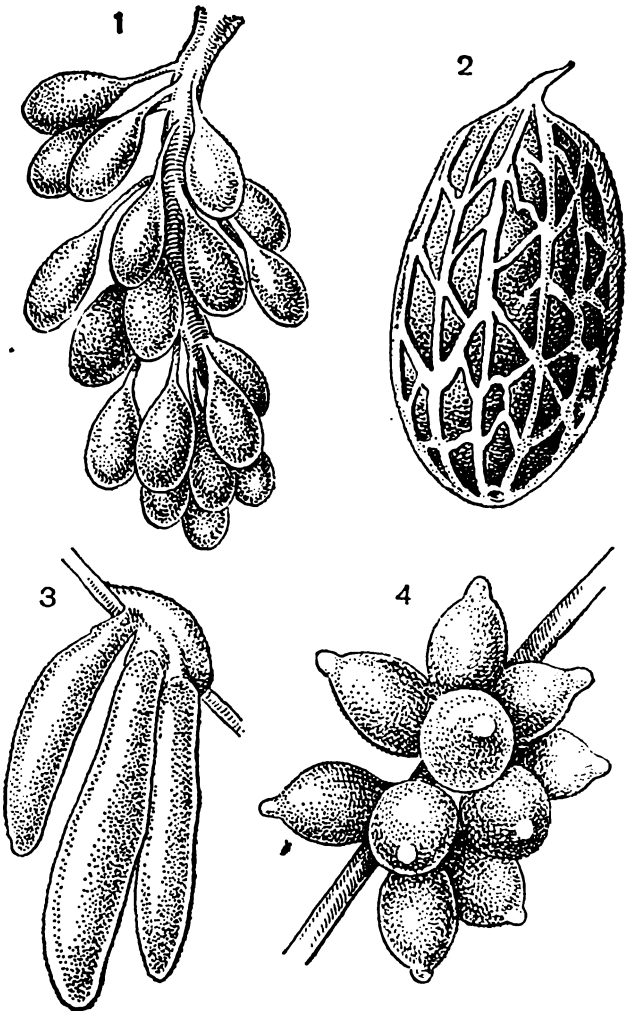
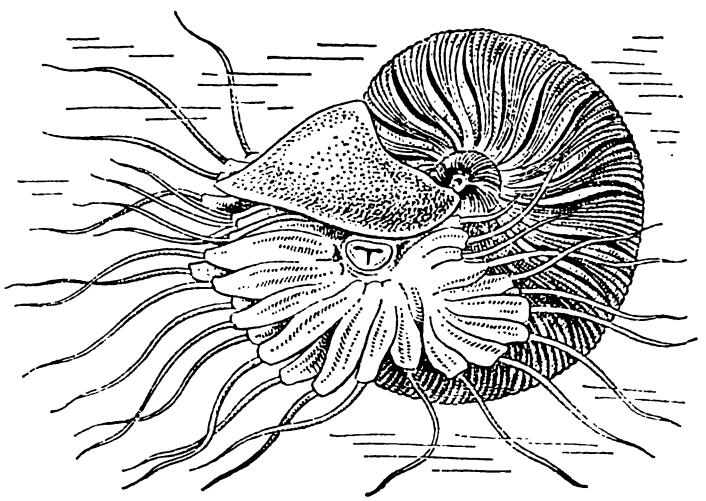


Рис. 104. Яйца головоногих моллюсков:
1 — Eledone; *2* — Octopus; *3* — Loligo; *4* — Sepia.

Рис. 105. Аммонит.



выталкиваются наружу через воронку. Затем самка переворачивается вниз головой, встает почти вертикально и, быстро дергая хвостовыми плавниками, рывками передвигается по дну на руках, не выпуская, однако, из них яиц. Так, балансируя на кончиках щупалец, она идет вниз головой до тех пор, пока не наткнется на какой-нибудь выступающий предмет, например, на раковину или камень. Тогда самка в течение двух-трех секунд ощупывает этот предмет, словно исследуя его пригодность в качестве якоря для яиц, после чего прикрепляет к нему яйцевую нить.

Способы, которыми каракатицы прикрепляют свои яйца к подводным предметам, повергали в недоумение многих натуралистов, находивших их яйцекладки. Каждое яичко висит на длинной ножке-стебельке. Стебельки всех яиц настолько тщательно переплетены друг с другом и прочно обернуты вокруг водоросли, что, кажется, и человек с его ловкими пальцами не смог бы проделать это более аккуратно. Прикрепление яиц требует очень сложных движений щупалец моллюска.

В зависимости от большего или меньшего количества желтка в яйце, развитие у разных видов головоногих моллюсков может происходить поразному. У одних видов из яйца выходит «уменьшенная копия» взрослого животного (Octopus, Nautilus, Sepia). У других появившаяся на свет молодая особь значительно отличается от взрослой и развитие идет с метаморфозом. Иногда различия бывают так велики, что личинок уже известных видов описывали в качестве самостоятельных родов.

Например, личинка кальмаров семейства оммастрефид — ринхотеутис характеризуется наличием «хоботка» из сросшихся щупалец. Личинка кальмаров семейства хиротеутид — доратопсис имеет необычайно длинную шею и «морду»; у личинок кальмаров семейства кранхиид — стебельчатые глаза.

Для всех головоногих моллюсков характерен быстрый рост. Обычно моллюски созревают к концу первого года жизни. Продолжительность их жизни не превышает 1—2 года. После первого же нереста они погибают. Крупные, а тем более гигантские моллюски живут, вероятно, дольше обычных массовых форм, однако продолжительность их жизни пока не установлена.

В настоящее время известно около 650 видов головоногих моллюсков. Каждая новая экспедиция приносит, как правило, неизвестные науке, новые виды этих животных. Так что в действительности на Земле обитает, наверное, значительно больше головоногих моллюсков, чем открыто до сих пор.

А было время, когда моря и океаны нашей планеты буквально кишели головоногими моллюсками. Палеонтологам известно уже более 11 тыс. ископаемых видов.

Древнейшими из головоногих моллюсков были *наутилоиды* (Nautiloidea) и *аммониты* (Ammonoidea), названные так по имени древнеегипетского бога Аммона, которого жрецы изображали с головой барана. Свернутый спиралью бараний рог, похожий на раковину аммонита, был эмблемой бога-барана.

И наутилусы, и аммониты жили в массивных спиральных или прямых раковинах, разделенных на камеры и наполненных газом. Раковины были и домом, и поплавком. Животные, словно надувные лодки, свободно дрейфовали по волнам, что способствовало их более широкому расселению.

О том, как выглядели предки головоногих, мы можем судить не только по их окаменевшим раковинам, но и по живым образцам: 6 видов из старейшего рода морских патриархов *наутилусов* (Nautilus) дожили до наших дней. Пережившие свою эпоху наутилусы обитают на юго-западе Тихого океана: у Филиппинских островов, у островов Малайского архипелага и у Северной Австралии.

В строении тела современных наутилусов сохранились многие примитивные черты, свойственные предкам всех головоногих.

Были среди древних наутилусов и аммонитов и малютки, размером не больше горошины. Другие таскали раковины-блиндажи величиной с небольшой танк. Моллюск эндоцерас жил, например, в раковине, похожей на пятиметровую шишку. В ней свободно могли разместиться три взрослых человека.

Раковина аммонита пахидискуса — чудовищное колесо диаметром 3 м! Если раскрутить все витки раковины, то из нее можно соорудить лестницу до четвертого этажа. Никогда и ни у кого ни прежде, ни теперь не было таких огромных раковин.

Четыреста миллионов лет безмятежно плавали по волнам аммониты и наутилусы, затем неожиданно вымерли. Случилось это восемьдесят миллионов лет назад, в конце мезозойской эры.

На рубеже палеозоя и мезозоя от аммонитов произошли первые внутираковинные головоногие — *аулакоцериды* (Aulacoceridae). От предков они отличались тем, что имели внутреннюю раковину, со всех сторон обросшую складками мантии. Теперь это был уже не дом, а своего рода позвоночник. Со временем аулакоцерид сменили *белемниты* (Belemnitida). Белемниты почти не отличались от кальмаров, разве что раковиной, которая была более массивной и еще сохраняла фрагмокон — полый отдел, разделенный на камеры, с массивным наконечником — ростром. Внешне этот наконечник похож на копье или дротик (по-гречески belemnon). Остатки этих раковин, именно ростры, часто встречаются в песке и называются в народе «чертовыми пальцами».

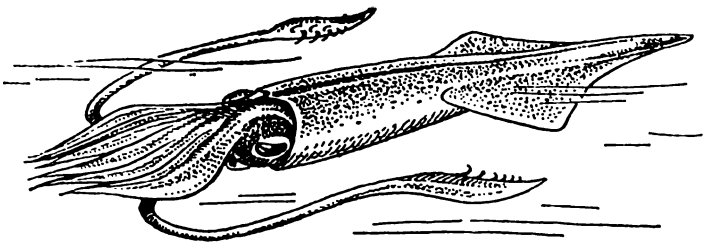


Рис. 106. Плывущий белемнит.

Белемниты вымерли чуть позже аммонитов — в конце мела. Но в течение долгого времени они господствовали в морях, были чрезвычайно многочисленны и занимали то же место в экосистеме океана, что и кальмары,— хищников, которыми, в свою очередь, питались крупные позвоночные — плезиозавры и ихтиозавры.

Одновременно с белемнитами существовала небольшая группа головоногих — *фрагмотеутиды* (Phragmoteuthidae), которые и дали впоследствии начало современным головоногим моллюскам. Самые ранние палеонтологические находки кальмаров (Geoteuthis sp.) относятся к верхнему триасу.

Относительно более молодой группой считаются каракатицы. Самые ранние находки их раковин датируются верхней юрой. В те далекие времена каракатицы были широко распространены и встречались даже у берегов Северной Америки. Верхнеюрские каракатицы уже почти ничем не отличались от современных.

Время появления осьминогов еще не установлено. Пока найден (в меловых отложениях Сирии) всего один ископаемый осьминог — Palaeoctopus newbaldi. У него были большие плавники и одинарный ряд присосок на каждой руке.

Как уже отмечалось, класс Cephalopoda включает около 650 видов и разделяется на 2 подкласса: *наружнораковинные* (Ectocochlea) и *внутираковинные* (Coleoidea).

ПОДКЛАСС НАРУЖНОРАКОВИННЫЕ (ECTOCOCHLEA)

В современной фауне головоногих этот подкласс представлен единственным отрядом *наутилусов* (Nautilida). Однако известно большое число вымерших наутилоидей (Nautiloidea). Они появились в раннем кембрии, расцвет же этой группы относится к ордовику и силуру (около 700 родов и 200 видов). Наутилоидеи считаются «руководящими ископаемыми» нижне-палеозойских отложений.

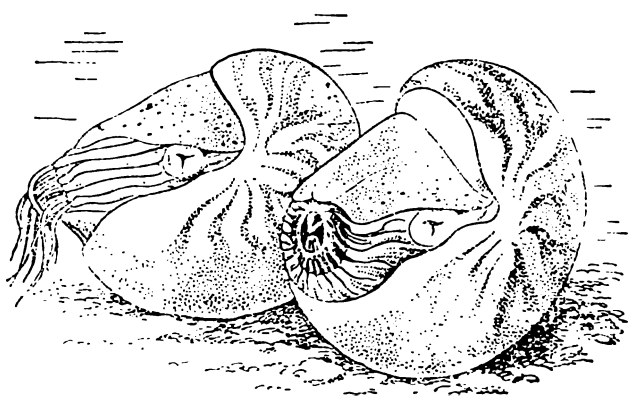
ОТРЯД НАУТИЛУСЫ, ИЛИ ЖЕМЧУЖНЫЕ КОРАБЛИКИ (NAUTILIDA)

В настоящее время подкласс наружнораковинных, или, как их еще называют, четырехжаберных, головоногих представлен родом *наутилусов* (Nautilus) с шестью видами (табл. 22). Это наиболее примитивные из ныне живущих головоногих моллюсков с внешней многокамерной раковиной. Раковина спирально закручена и разделена поперечными перегородками на камеры. Животное помещается в последней, самой большой камере, остальные — нежилые, заполненные газом или водой,— служат моллюску гидростатическим аппаратом. Перегородки между камерами (септы) пронзены отверстием и пронизаны тонкой трубкой — сифоном, куда входит задний конец тела моллюска, с помощью которого он может откачивать жидкость из этих камер и заполнять их газом, меняя тем самым свою массу. Подрастая, наутилус передвигается в новую, более обширную камеру, которая нарастает со стороны устья раковины. Внешняя поверхность раковины белого цвета, похожа на фаянс и расписана радиально расходящимися рыжими полосами, внутренняя — выложена нежно переливающимся, очень красивым перламутром.

Большая голова наутилуса несет примитивно устроенные глаза, лишенные хрусталика и стекловидного тела, многочисленные усиковидные конечности — руки, которые собраны вокруг рта в два венчика — внешний и внутренний. Количество рук у разных полов различно, в среднем около 90 штук. Руки лишены присосок и могут втягиваться внутрь собственных оснований.

Нижняя часть внутреннего венчика рук самца с правой или левой стороны преобразуется в специальный орган — с п а д и к с, при помощи которого самец переносит сперматофоры на семяприемники самки — в особую сумку, находящуюся под роговым отверстием.

Рис. 107. Nautilus pompilius.



Воронка состоит из двух несросшихся лопастей, которые свернуты в суженную спереди и расширяющуюся сзади трубку — единственный движитель и руль наутилуса. Сверху голова прикрыта массивной лопастью — капюшоном, закрывающим входное отверстие раковины, когда животное в ней прячется.

Рот снабжен парой роговых челюстей, способных раскусывать крепкую добычу. В глотке находится широкая радула, имеющая 11 продольных рядов зубчиков. Чернильная железа и светящиеся органы отсутствуют. В отличие от остальных современных головоногих, наутилус имеет не 2, а 4 жабры, 4 предсердия и 4 почечных мешка. Нервная система примитивного строения, мозг состоит из 3 пар ганглиев.

Многочисленные виды подкласса наружнораковинных населяли древние моря нашей планеты на протяжении 500 млн. лет — от среднего кембрия до мелового периода. С мелового периода до наших дней сохранился лишь один род этой обширной группы моллюсков — Nautilus. Виды рода Nautilus обитают в теплых морях у берегов Филиппинских островов, Новой Гвинеи, Австралии, Индонезии и в Бенгальском заливе. Легкие пустые раковины наутилусов могут уноситься течениями далеко от мест обитания моллюсков, и их можно встретить в открытых водах Индийского океана, на пляжах Африки, Японии и Новой Зеландии.

В биологии разных видов наутилусов много общего. Это медлительные животные, обитающие вблизи берегов на глубинах от нескольких десятков до нескольких сотен метров. Когда наутилус хочет опуститься на дно, он заполняет раковину водой и легко погружается. Чтобы всплыть, наутилус нагнетает в свои «баллоны» газ, который вытесняет воду из камер раковины, и всплывает. Установлено, что масса взрослого наутилуса, с раковиной диаметром 25 см, в воздухе составляет около 1,5 кг, в воде — всего 1 г.

Взрослые наутилусы предпочитают держаться в тихих водах, с пониженной динамикой вод, и доходят до глубины 200—350 м. Они медленно плавают, покачиваясь из стороны в сторону, или ползают по дну, цепляясь гибкими щупальцами за неровности грунта. Охотятся преимущественно ночью на небольших раков и другую малоактивную живность, но не обходят и падаль. Добычу находят по запаху. На крупную добычу не реагируют и догнать ее не могут.

Для нереста наутилусы выходят на мелководье коралловых островов, в прогретые воды, где самка откладывает на дно очень крупные яйца (в оболочке размером до 4 см), прикрепляя их поодиночке к подводным предметам. Должно пройти не менее полугода, прежде чем из яиц вылупятся маленькие наутилусы размером 1,5—2 см, снабженные раковиной, имеющей уже несколько ка-

мер. Подрастающая молодь начинает опускаться на бо́льшую глубину — в места обитания взрослых наутилусов.

Наутилусы издавна являются предметом промысла. Жители Филиппинских островов, Индонезии и океанических островов ловят наутилусов в верши, ловушки, наживленные рыбой или мясом. Мясо наутилусов съедобно и потребляется на многих островах Тихого океана, но промышляют их главным образом из-за очень красивых перламутровых раковин, из которых изготовляют украшения и сувениры.

В последние годы, когда научились содержать наутилусов в искусственных условиях, этих редких диковинных животных иногда можно увидеть далеко от их «дома» — в аквариумах Монако или Японии.

ПОДКЛАСС ВНУТРИРАКОВИННЫЕ (COLEOIDEA)

К подклассу внутираковинных, или, как их еще называют, двужаберных, принадлежат все (за исключением Nautilus) современные головоногие моллюски. Это высшие головоногие, имеющие рудиментарную раковину. Она имеет вид тонкого хитинового перышка (у кальмаров, вампиротеутиса и сепиолид), известковой овальной пластинки (у настоящих каракатиц) либо двух палочек или хрящевой подковки (у осьминогов). Только у Spirula раковина спиральная, но тоже внутренняя, спрятанная под покровами тела. Мантия мускульная, но у глубоководных моллюсков кожистая или студенистая. Хроматофоры хорошо развиты и сложно устроены. Имеются светящиеся органы — фотофоры разной степени сложности. Глаза внутираковинных головоногих крупные, с хрусталиком, радужной оболочкой, роговицей и стекловидным телом, почти такие же совершенные, как у высших позвоночных животных. У некоторых глубоководных колеоидей глаза стебельчатые или телескопические. У осьминога-цирротаумы (Cirrothauma murrayi) глаза редуцированы.

Конечностей 8 или 10. Они расположены одним венцом и снабжены присосками, имеющими иногда хитиновые кольца, или крючьями. У самцов многих видов одна или две руки преобразуются в гектокотиль.

Воронка мускулистая, в виде замкнутой трубки. Мантия срастается с головой и воронкой или сочленяется с ними при помощи особых запирающих хрящей. Внутираковинные головоногие моллюски двигаются при помощи воронки, плавников или умбреллы (кожистая перепонка между руками), а осьминоги могут также ходить на кончиках рук.

В мускулистой глотке имеются хитиновые челюсти. Радула у подавляющего большинства видов хорошо развита и состоит из 7 продольных рядов зубчиков (у некоторых кальмаров-гонатид — 5 рядов). У части глубоководных животных радула редуцирована или отсутствует.

Имеется 1 пара жабр, 2 предсердия, 2 жаберных сердца, 2 почечных мешка. Чернильный мешок, как правило, присутствует.

Нервная система высокоразвита, имеется головной мозг, заключенный в хрящевую головную капсулу. Гонада непарная, яйцеводы чаще парные. Яйца либо мелкие, либо крупные, выметываются в воду, прикрепляются ко дну, иногда вынашиваются самками в особых выводковых камерах. Моллюски растут быстро, созревают в возрасте 1—2 лет и погибают после первого нереста.

Внутираковинные головоногие распространены во всех полносоленых морях и океанах. Есть среди них одиночно живущие животные, многие — стайные.

Подкласс внутираковинных включает 4 отряда нынеживущих головоногих: *каракатицы* (Sepiida), *осьминоги* (Octopoda), *вампироморфы* (Vampyromorpha) и *кальмары* (Teuthida).

ОТРЯД КАРАКАТИЦЫ (SEPIIDA)

В этот отряд включаются десятирукие головоногие, имеющие закрытые глаза (см. с. 138), втяжные щупальца и, как правило, обитающие в прибрежных водах тропических и субтропических морей. Среди прочих особенностей, присущих каракатицам, следует упомянуть еще стебельчатые присоски, которые, однако, никогда не преобразуются в крючья.

Типичные представители этого отряда входят в семейство *настоящих каракатиц* (Sepiidae), известных людям с незапамятных времен (табл. 21, 23). Можно сказать, что каракатицы оставили след в человеческой культуре — ведь в течение веков люди писали их чернилами. Кроме того, давно в обиход художников вошло название коричневой краски — сепия, однако не все, вероятно, знают, что своим происхождением оно обязано каракатице, из чернил которой эта краска добывалась. Издавна была известна и «кость сепии», находившая в прошлые века широкое применение в хозяйстве человека. Мясо каракатиц превосходного вкуса, оно высоко ценилось во все времена.

Обыкновенная сепия (Sepia officinalis) (табл. 21, 23), живущая в Средиземном море, впервые была изучена и описана еще Аристотелем, 22 века назад. Эта каракатица имеет уплощенное тело, оторочечное по бокам узкой каймой плавников. Руки короткие, вооружены 2—4 рядами присосок.

Щупальца в покое и во время движения втянуты внутрь особых карманов, находящихся на голове ниже глаз: видны лишь кончики их булав. Но стоит приблизиться добыче, как сепия мгновенно выбрасывает щупальца и присасывается ими к жертве. Под покровами мантии находится раковина — сепион. Это твердая известковая пластинка, как щитом прикрывающая со спины тело каракатицы. Она состоит из многих слоев. Промежутки между ними, разделенные перегородками на камеры, заполнены газом, отчего тело каракатицы становится более легким.

Более 100 видов каракатиц населяют мелководье тропических и субтропических морей Старого Света. У берегов Северной Америки каракатиц нет. Пустые раковины уносятся течениями за тысячи миль от места обитания каракатиц и выбрасываются иногда прибоем на берега Американского континента.

Самой крупной среди каракатиц является *широкорукая сепия* (Sepia latimanus), обитающая в теплых водах западной части Тихого океана. Длина мантии достигает 60 см, общая длина 1,5 м, масса 10 кг. Уступает ей по размерам *сепия фараона* (S. pharaonis) — одна из самых многочисленных каракатиц северной части Индийского океана. Длина мантии этого моллюска может доходить до 40 см, масса до 5 кг. Немало среди каракатиц моллюсков среднего размера, есть и карлики. К числу последних принадлежат прежде всего южноафриканские каракатицы S. robsoni, S. faurei, Hemisepius typica, H. dubia, длина которых не превышает 2 см. Но, пожалуй, самая маленькая сепия (S. pulchra) была описана недавно. Ее обнаружили аквалангисты на глубине 25 м у берегов Южной Африки. Эта крошка длиной 1,8 см сидела на отвесной скале вниз головой, присосавшись к ее поверхности подошвой.

Большинство каракатиц на первый взгляд трудно различимы. Среди населяющих субтропические районы Японии, Австралии и Южной Африки каракатиц немало причудливых форм. Некоторые каракатицы имеют длинные бичевидные руки, у других видов конечности снабжены широкими кожистыми отрочками и усиками. Но наиболее экзотический вид, пожалуй, имеют самцы южноафриканской сепии S. confusa. Плавники у этих моллюсков сзади срастаются и образуют длинный мягкий «хвост», шлейфом тянущийся за животным.

Каракатицы держатся у дна, плавая над ним, но при малейшей тревоге опускаются на грунт. Волнообразными движениями плавников набрасывают на спину песок или ил и, изменив окраску спины, становятся невидимыми. Затаиваясь на дне, каракатицы подстерегают добычу — мелких крабов, креветок, рыб.

Плавают каракатицы не так быстро, как кальмары. Обычно они движутся при помощи плавников, но одновременно помогают себе также выбрасыванием струи воды из воронки, т. е. используют и реактивный способ движения. При необходимости оба плавника действуют раздельно, что дает возможность каракатице двигаться даже боком. Каракатицы могут плавать и только реактивным способом. В этом случае плавники прижимаются к брюху моллюска. Животные держатся иногда небольшими стаями, двигаясь согласованно и одновременно меняя окраску.

Охотится каракатица не только из засады. Не раз наблюдали, как она неспешно скользит над дном и время от времени струей из воронки взмучивает песок, обнаруживая затаившихся в нем маленьких креветок. Голодные каракатицы могут преследовать добычу, а иногда набрасываться на своих меньших родичей, находящихся поблизости.

При малейшей опасности каракатица пускает в ход чернила. Она устраивает дымовую завесу, а может сделать и «двойника». Из всех головоногих каракатицы имеют самый большой запас чернил. Именно поэтому этих животных очень трудно держать в аквариуме. Но со временем каракатицы, содержащиеся в неволе, привыкают к людям, узнают своего хозяина и не впадают в панику по пустякам.

Живут каракатицы 1—2 года. Размножаются, как правило, на прибрежном мелководье. Кладки, похожие на виноградные гроздья, самка прикрепляет к подводным предметам. Из яиц вылупляются маленькие моллюски с раковиной и чернильным мешком, содержащим готовые чернила. После нереста каракатицы погибают. Их врагами являются акулы, скаты и дельфины. Каракатицы издавна служили объектом промысла.

Кроме настоящих каракатиц, в отряд Sepiida включаются еще 3 семейства: *сепиолиды* (Sepiolidae), *сепиадариды* (Sepiadariidae) и *идиосепииды* (Idiosepiidae), которые отличаются от Sepiidae рядом признаков. Прежде всего у представителей этих групп нет известковой раковины. У некоторых (Rossia) вместо нее есть хитиновое перышко, как у кальмаров, но у большинства видов нет никаких скелетных образований. Это животные мелкие, длиной несколько сантиметров, с коротким округлым телом, большой головой и чаще всего выпуклыми полукруглыми плавниками, иногда похожими на уши слона. На чернильном мешке у многих видов есть светящиеся органы.

Представители этих групп живут у дна в сублиторали и верхней батиали. Несмотря на небольшие размеры, эти головоногие являются хищниками, а при случае и каннибалами. Как и каракатицы, они часто пускают в ход чернила. Укус их очень чувствителен.

Наиболее многочисленны сепиолиды, сепиадариды и идиосепииды в тропических и субтропических водах. Из этих групп более широко распро-

странены сепиолиды, причем один из родов (Rossia) обитает и в умеренных, и в высоких широтах, вплоть до моря Лаптевых (R. moelleri).

В западной части Тихого океана от Японии до Новой Зеландии можно встретить представителей семейства Sepiadariidae. Заходят они и в северную и восточную части Индийского океана. Живут у самого дна на шельфе. Животные маленькие, с короткой мантией, сросшейся на спине с головой, и небольшими узкими плавниками. Гладиуса и светящихся органов у них нет. В этом же районе обитают самые маленькие головоногие — каракатицы семейства Idiosepiidae, длина мантии которых едва превышает 2 см. У них узкая мантия с очень небольшими плавниками, сдвинутыми к заднему концу тела. На спинной стороне мантии имеется овальный присасывательный орган с шероховатой поверхностью. Эти карлики живут на мелководье в зарослях морской травы и водорослей, присосавшись спиной к подводным предметам. Молодь их иногда встречается в толще воды у поверхности.

К отряду Sepiida в настоящее время причисляется также и род *спирул* (Spirula), относящийся к семейству Spirulidae и подотряду Spirulina. От всех ныне живущих головоногих спирула отличается тем, что имеет спирально закрученную внутреннюю раковину. Раковина состоит из 25—37 камер, сквозь которые проходит сифон, заполненный газом и служащий моллюску гидростатическим аппаратом. Расположена она в задней части тела и просвечивает сквозь покровы. Плавает спирула вниз головой.

Мантия очень плотная, мускулистая, цилиндрической формы, руки короткие, щупальца частично втяжные. На заднем конце тела расположены маленькие округлые плавнички, а между ними находится фотофор, окруженный кожистой складкой, которая может, как веком, закрывать его. Фотофор испускает желто-зеленый свет, который горит постоянно, как топовый огонь на корабле. Глаза у спирулы открытые. Радулы нет.

Живет спирула у дна, днем держится на глубинах 300—1000 м, максимально до 1750 м, а ночью поднимается в верхние горизонты моря — на глубину 100—300 м. Плавает реактивным способом, помогая биениями маленьких плавников.

Потревоженная спирула втягивает голову с конечностями внутрь мантии, края которой плотно смыкаются. Мелкие хищники испытывают немалые трудности, пытаясь схватить это твердое и скользкое тело. Но такие рыбы, как тунцы, справляются со спирулой легко.

Спирула откладывает яйца у дна. Вылупившаяся молодь, имеющая раковину с двумя камерами, держится на большой глубине. Подрастая, спирула поднимается на меньшую глубину.

Единственный вид спирул — Spirula spirula — широко распространен в тропических водах всех океанов. Не встречен он пока лишь в восточной части Тихого океана и в Красном море. Сами животные ловятся редко, но их раковины выносятся на берег. Изредка пляжи Флориды бывают усеяны тысячами раковин спирулы. Иногда они приносятся Северо-Атлантическим течением к берегам Великобритании и Фарерских островов.

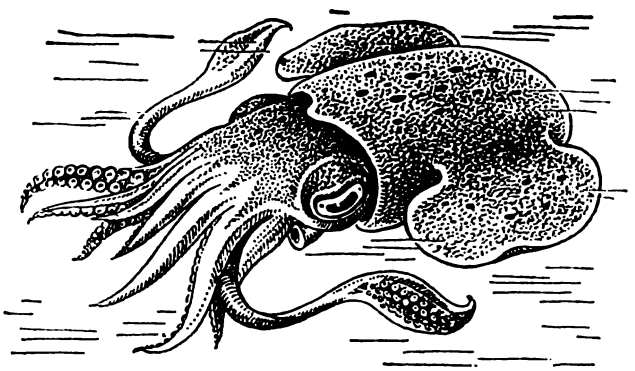


Рис. 108. Rossia glaucopis.

ОТРЯД ОСЬМИНОГИ (OCTOPODA)

К этому отряду принадлежат внутираковинные головоногие моллюски с восемью конечностями (табл. 24—26). У осьминогов есть целый ряд и других анатомических особенностей, которые дали право систематикам выделить их в отдельный отряд. Например, их присоски, лишенные стебельков, плоским дном прирастают непосредственно к внутренней поверхности рук. Они без хитиновых колец, и поэтому у осьминогов никогда не бывает когтей или крючьев, развивающихся из хитиновых колец присосок.

Тело короткое, мешковидное, у настоящих осьминогов без плавников, у глубоководных осьминогов подотряда Cirrata — одна пара плавников. Передний край мантии на затылке сращен с головой. «Замыкающий аппарат» — хрящевые кнопки на брюшном краю мантии и в основании воронки, запирающие мантийную щель,— не развит. Хрящевой остаток раковины в виде хрящевых палочек или седловидной пластинки, либо он отсутствует.

Осьминоги появились, по-видимому, в раннем мезозое. Во всяком случае, примитивные представители этого отряда известны уже с юры. Современные осьминоги распространены от Арктики до Антарктики, от приливо-отливной зоны до абиссали. Осьминоги — бентические или пелагические хищники.

В отряде насчитывается около 200 ныне живущих видов, образующих 2 подотряда: *бесплавниковые*, или *настоящие осьминоги* (Incirrata) и *плавниковые осьминоги* (Cirrata).

ПОДОТРЯД БЕСПЛАВНИКОВЫЕ, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ, ОСЬМИНОГИ (INCIRRATA)

Настоящие осьминоги пользуются наибольшей известностью среди всех головоногих моллюсков. Они широко распространены в океане и встречаются как в холодных морях, так и в тропических водах среди коралловых рифов, как на мелководье, так и на глубине нескольких километров. Многие из настоящих осьминогов — активные животные, а небольшая часть их ведет планктонный образ жизни. Этот богатый видами подотряд включает примерно 180 видов, принадлежащих 35 родам и 9 семействам.

Настоящих осьминогов объединяют следующие признаки: у них нет плавников, присоски всегда без усиков, рудимент раковины имеет вид двух хрящевых палочек, спрятанных под кожей спины, либо отсутствует вовсе. Кожистая мембрана, связывающая руки,— умбрелла — никогда не доходит до концов рук. Воронoчное отверстие бывает разного размера, но никогда не зарастает. Глаза обычно хорошо развиты, крупные. Гектокотиль чаще всего имеется.

Большинство типичных осьминогов ведут сходный образ жизни. Как правило, настоящие осьминоги живут у дна, прячась в пещерах, расселинах скал, среди камней. Вообще осьминоги предпочитают каменистое дно, но некоторые виды, например Octopus conispadiceus, поселяются и на илистых, и на песчаных грунтах. Большинство осьминогов нуждаются в укрытиях, и если таковых не имеется, они строят себе убежища сами из камней, раковин, панцирей крабов и другого подручного материала.

Знаменитый французский исследователь морей, капитан Ив К у с т о и его друг Фредерик Д ю м а во время погружения у берегов Южной Франции обнаружили на отмели у Поркерольских островов целый «город» осьминогов. Об этом Ив Кусто пишет следующее: «На плоском дне отмели... мы обнаружили причудливые постройки, явно сооруженные самими спрутами. Типичная конструкция имела крышу в виде плоского камня полуметровой длины, весом около восьми килограммов. С одной стороны камень возвышался над грунтом сантиметров на двадцать, подпертый меньшим камнем и обломками строительного кирпича. Перед навесом вытянулся небольшой вал из всевозможного строительного мусора, крабьих панцирей, устричных створок, глиняных черепков, камней, а также морских анемонов и ежей. Из жилища высовывалась длинная рука, а над валом прямо на меня смотрели совиные глаза осьминога. Едва я приблизился, как рука зашевелилась и пододвинула весь барьер к входному отверстию. Дверь закрылась».

Осьминоги активны по ночам, а днем они сидят в своих норах и спят «сидя», присосавшись ко дну основаниями рук и приподняв вверх тело. Две вытянутые в стороны руки несут сторожевую вахту. Иногда они вытягиваются вверх и медленно кружатся над спящим осьминогом, словно антенна радара. Во сне осьминоги не закрывают глаз, а лишь сокращают зрачки, дыхание у них замедляется, окраска становится желто- или буро-серой.

В поисках укрытий маленькие осьминоги залезают в пустые раковины моллюсков, асцидий, в пустые панцири крабов, в консервные банки. Этой страстью осьминогов к полым предметам и пользовались рыбаки, когда опускали на дно связки глиняных горшков или других емкостей.

Питаются осьминоги крабами, лангустами, рыбой и всевозможными донными моллюсками. Крабов и других подвижных животных осьминог сначала парализует, брызнув на них слюной, а потом утаскивает жертву в нору и там не спеша поедает ее, откусывая по маленькому кусочку. Недавно было установлено, что слюна размягчает и частично растворяет ткани краба. Очевидно, у осьминогов имеет место частичное наружное пищеварение. До моллюсков осьминог добирается, просверливая отверстие в их раковинах твердой радулой.

Некоторые осьминоги, например Bolitaena, живут в одиночку, но есть среди них «общественные» животные, например *мускусный осьминог* (Eledone moschata), прозванный так за мускусный запах чернильной жидкости. Мускусные осьминоги образуют общие поселения на дне. А в аквариумах такие осьминоги дружелюбно настроены по отношению к своим соседям и не дерутся с ними из-за еды.

Типичный и наиболее известный из всех головоногих моллюсков — *обыкновенный осьминог* (Octopus vulgaris) — встречается от берегов Шотландии и Японских островов на севере до Южной Бразилии и Австралии на юге. В наших морях на Дальнем Востоке наиболее обычны *песчаный осьминог* (O. conispadiceus) и *гигантский осьминог* (O. dofleini), а в Баренцевом море живет *арктический осьминог* (Bathypolypus arcticus).

В большинстве случаев осьминоги имеют мешковидную мантию, мускулистую или дряблую, сросшуюся на затылке с головой. Руки плотные, мускулистые, у одних видов толстые, у других— длинные и тонкие, с 1—3 рядами присосок. Кожа иногда бывает гладкой, но чаще она покрыта всевозможными бугорками и бородавками. На голове у некоторых осьминогов над глазами расположены «рожки» — выросты, похожие на ушки. Почти у всех осьминогов есть чернильный мешок.

Многим осьминогам присуща забота о потомстве, которая проявляется в защите кладок и вынашивании яиц в своеобразных выводковых камерах (табл. 26).

Однажды в Калифорнийском морском аквариуме самка осьминога отложила яйца — малень-

кие студенистые комочки. Свои восемь рук она сплела наподобие корзины. Это было гнездо. Два месяца, пока самка вынашивала в нем яйца, она ничего не ела.

Если кто-нибудь из служителей осмеливался подбросить кусочек мяса прямо к голове самки, она вспыхивала в гневе кирпично-красным цветом, освобождала руку из импровизированной корзины и отбрасывала прочь любимую прежде пищу: ведь этот «мусор» мог попасть на ее драгоценные яйца! Когда самку не тревожили, она нежно перебирала яйца, покачивала их, словно баюкая, и поливала водой из воронки.

Самка осьминога из Брайтонского аквариума отложила яйца в углублении искусственной скалы (близко от стекла, так что за их развитием легко было наблюдать). Свое гнездо она окружила «крепостным валом», притащив несколько десятков живых устриц и нагромоздив их друг на друга. За этой баррикадой устроилась сама, только выпуклые глаза выглядывали из «крепости», зорко осматривая окрестности. Два самых длинных щупальца самка вытянула за укрепление, их концы постоянно извивались в разных направлениях, словно выискивая возможных врагов. Бдительная мать не позволяла ни одному живому существу приблизиться к гнезду. Свободное от сторожевой вахты время она отдавала «домашним делам»: нежно поглаживала яйца, легонько встряхивала их, полоскала водой из воронки. Ее присоски, как крохотные пылесосы, очищали яйца от мелкого мусора и паразитов.

Лишь редкие самки осьминогов решались принять немного пищи вблизи от охраняемых яиц. Обычно они ничего не едят в течение одного, двух или даже четырех месяцев, пока длится насиживание. Аскетизм этот приводит в конце концов к полному истощению самки, и она гибнет, дав жизнь новому поколению.

Забота о потомстве свойственна также и некоторым глубоководным осьминогам. Однажды у Гавайских островов на глубине 1 км была поймана самка глубоководного осьминога *болитены* (Bolitaena microcotyla). У этой маленькой красной самки длиной 4 см в выводковой сумке, образованной вытянутыми вперед руками и соединяющей их мембраной, сидели 12 личинок. Ротовое отверстие самки оказалось заросшим кожей, а пищеварительный тракт носил следы дегенерации. Очевидно, самка голодала в течение всего периода вынашивания яиц.

Особенности биологии некоторых видов осьминогов, прежде всего живущих на прибрежных мелководьях, известны сейчас достаточно хорошо благодаря наблюдениям аквалангистов, а также изучению осьминогов, содержащихся в аквариальных условиях. Одним из наиболее изученных видов осьминогов можно считать тихоокеанского *осьминога Дофлейна* (Octopus dofleini) (табл. 24).

Этот осьминог обитает в северной части Тихого океана. Он обычен у берегов Японии, в морях Дальнего Востока, у берегов Америки от залива Бристоль до Калифорнии; достигает длины 3—5 м и массы 25 кг. Однажды был зафиксирован рекорд — пойманный осьминог имел в размахе рук 9,6 м и массу 272 кг!

Octopus dofleini живет в прибрежных водах на небольшой глубине, не опускаясь глубже 100—300 м. Предпочитает держаться на участках каменистого дна. Светлое время суток проводит «дома» — во всевозможных укрытиях, которыми служат подводные пещеры, расселины скал, нагромождения камней.

Маленькие осьминоги, массой не более 2 кг, держатся на небольшой глубине. Молодые и незрелые осьминоги совершают сезонные миграции — весной и осенью перемещаются в мористые районы, а потом возвращаются обратно. Путешествуют они вплавь и «пешком» — на руках по дну океана, со скоростью 4 км в день.

Питаются осьминоги крабами и двустворчатыми моллюсками, а также креветками, голотуриями, рыбами и даже собственными меньшими собратьями.

Созревают и приступают к размножению осьминоги Дофлейна не раньше, чем достигнут трех-, а иногда пяти-шестилетнего возраста. У самца видоизменяется правая рука третьей пары, превращаясь в гектокотиль. У зрелого самца в сперматофорном мешке появляется 8—10 сперматофоров, каждый длиной около 1 м.

Копуляция происходит на глубине 20—100 м. В это время самец бывает очень возбужден и агрессивен по отношению к пришельцам, в том числе аквалангистам. При копуляции самец с помощью гектокотиля переносит в мантийную полость самки 1 или 2 сперматофора и внедряет их в ее яйцеводы, где они и остаются до откладки яиц. Самка при этом, как правило, еще незрелая, и откладка яиц происходит позже — примерно через 40 дней после копуляции.

Маленькие (длиной 8 мм), похожие на рисовые зерныш ки яйца, упакованные в слизистые шнуры, самка прикрепляет к потолку своей норы. В среднем самка откладывает 50 тыс. яиц. Личинки вылупляются через 160 дней после откладки или даже позже. Самки охраняют кладки и ухаживают за ними. И самки, и самцы после копуляции не питаются и вскоре погибают.

Появившиеся на свет личинки размером 3—4 мм поднимаются к поверхности, где и живут 1 или 2 месяца, питаясь копеподами и другими планктонными организмами. После этого молодые осьминоги, размером около 50 мм, опускаются на дно и становятся с этого момента бентофагами. Здесь они быстро растут. К первому году жизни их масса составляет 130 г, ко второму увеличивается до 1—2 кг, а к третьему — до 10 кг.

Во время пелагической фазы жизни осьминогов их поедают разные пелагические рыбы, птицы, а на дне они становятся жертвами морских млекопитающих, таких, как каланы, сивучи, нерпы, а также своих более крупных родичей. Только самые большие осьминоги, достигшие размеров 3 м, оказываются никому «не по зубам». Но тем не менее и у этих гигантов нередки шрамы и покалеченные руки — свидетельства жестоких схваток. Вероятнее всего, эти увечья осьминоги получают при драках со своими собратьями. У донных осьминогов очень сильно развито чувство «дома», и между ними постоянно происходят стычки. Более крупные осьминоги обычно побеждают. При драке осьминоги сначала «меряются руками», прикладывая их одна к другой, присоска к присоске, почти по всей длине. Видимо, таким образом осьминоги определяют свои относительные размеры, на основании чего и устанавливается иерархия.

Среди настоящих осьминогов есть группа глубоководных животных (надсемейство Bolitaenoidea), ведущих планктонный образ жизни. Это небольшие животные со студенистым полупрозрачным телом. Представители трех семейств — *болитенид* (Bolitaenidae), *амфитретид* (Amphitretidae) и *идиоктоподид* (Idioctopodidae) — распространены в тропических и субтропических водах всех океанов.

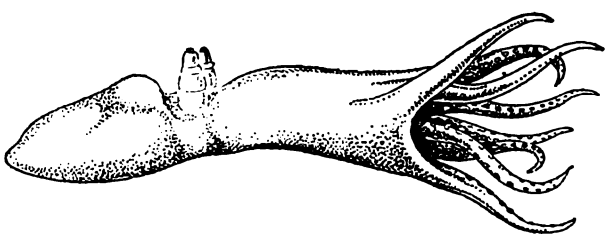
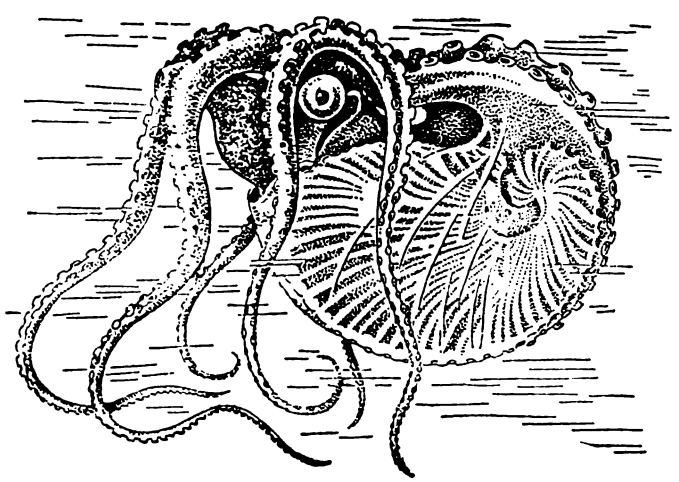


Рис. 109. Глубоководный осьминог Amphitretus pelagicus.

Рис. 110. Аргонавт (Argonauta argo).



Один из самых обычных глубоководных пелагических осьминогов — *япетелла* (Japetella diaphana) — встречается в водах СССР у Курильских островов. Это небольшой моллюск (длиной не более 10 см) с маленькими руками и студенистым телом, окрашенным в коричневый цвет. Его личинки одеты липкой студенистой оболочкой, облегчающей парение в воде. У другого представителя этой группы осьминогов — *амфитретуса* (Amphitretus pelagicus) бесцветное полупрозрачное тело заключено в студенистый чехол. На «макушке» головы сидят телескопические глаза. Эти малоподвижные пелагические осьминоги питаются глубоководным планктоном.

В поверхностных водах теплых морей живут необыкновенные моллюски — пелагические осьминоги родов Tremoctopus, Alloposus, Ocythoe и, наконец, самый известный представитель этой группы — *аргонавт* (Argonauta), или *бумажный кораблик* (Paper Nautilus) (табл. 22).

Дело в том, что аргонавты вернулись к традициям предков — вновь стали жить в раковинах. Раковины у них тончайшие, будто пергаментные. Животные скользят в них по волнам, как в миниатюрных лодках. На верхней паре рук у маленьких мореплавателей есть расширенные лопасти. В древности думали, что при благоприятной погоде аргонавты поднимают вверх эти лопасти, ветер ударяет в них, и раковинки плывут, словно под парусами. Но оказалось, что лопасти на руках — не навигационные, а строительные органы: они выделяют жидкое вещество, которое застывая образует раковину. А в ней аргонавты вынашивают свое потомство. Значит, раковина у них не только лодка, но и колыбель.

Когда говорят об аргонавтах, обычно имеют в виду их самок: это существа более импозантные, чем самцы, и только они живут в раковинах. Самцов нелегко заметить — такие они карлики. Они в 20 раз меньше самок! Самый крупный известный науке аргонавт-самец уместился бы на ногте большого пальца человека, в то время как общая длина самки может достигать 45 см при длине мантии 10 см.

Своеобразие аргонавтов проявляется особенно в пору размножения. В этот период одна из рук самца видоизменяется. Она развивается в особом мешке на голове, и кажется, что у незрелого самца лишь 7 рук. Зрелый гектокотиль каким-то, еще не выясненным, способом заполняется спермой из единственного созревающего в теле самца сперматофора, отрывается от тела при спаривании и, змеевидно извиваясь, заползает через воронку в мантийную полость самки. Там он довольно долго хранится — до выметывания самкой яиц; в этот момент он взрывается, и сперма, хранящаяся в нем, оплодотворяет яйца.

Гектокотиль аргонавта внешне напоминает червя с двумя рядами «ножек» — недоразвитых при-

сосок (рис. 111). Неудивительно, что в свое время натуралисты считали его паразитом, живущим в мантийной полости самки аргонавта. Так, известный французский анатом и палеонтолог Жорж Кювье, приняв оторвавшуюся и видоизмененную руку аргонавта за самостоятельное существо, дал ему название Hectocotylus — «обладатель ста присосок».

У других представителей этой группы осьминогов (надсемейство Argonautoidea) раковины нет. Самка *тремоктопуса* (Tremoctopus) вынашивает яйца на базальных частях очень длинных дорсальных рук, а у *оцитое* (Ocythoe) яйца развиваются в яйцеводах и наружу выходят уже личинки.

Настоящие осьминоги, принадлежащие к семейству *октоподид* (Octopodidae), являются наиболее интеллектуальными животными среди головоногих моллюсков и превосходят в этом отношении не только всех беспозвоночных, но даже и некоторых позвоночных, например рыб.

Давно было установлено, что осьминоги поддаются дрессировке. У них хорошая память. Они различают геометрические фигуры — маленький квадрат отличают от более крупного, прямоугольник, поставленный вертикально, от прямоугольника, поставленного горизонтально, круг от квадрата, ромб от треугольника. Они узнают людей, привыкают к тем, кто их кормит, и если проводить с осьминогом достаточно времени, он становится ручным. Осьминоги прекрасно обучаются.

Однако издавна существовали страшные рассказы об осьминогах. Вероятно, ни об одних морских животных не бытовало столько легенд, мифов, неверных представлений, предубеждений, сколько их существует о головоногих моллюсках, и в частности об осьминогах. Надо сказать, что внешний вид осьминогов у неискушенного человека вызывает безотчетный страх: бесформенное тело, постоянно извивающиеся, как змеи, щупальца, усаженные к тому же присосками, и в довершение всего пара почти человеческих глаз, глядящая на вас в упор! В немалой степени укоренению неверных представлений об осьминогах способствовала и классическая литература. Знаменитый французский романист В. Гюго не пожалел красок, описывая сражение героя его романа «Труженики моря» со спрутом — страшным обитателем морской пучины: «Нет тисков, равных объятиям осьминога. Множеством пустых ртов прилипает к вам эта тварь. Вы пленник этого кошмара. Тигр может сожрать вас, но осьминог — страшно подумать — высасывает вас, вы чувствуете, как медленно переливаетесь в страшный мешок, каким является это чудовище...» Так что своей дурной славой осьминог в значительной степени обязан В. Гюго, и у ряда поколений читателей его романа укоренилось представление об осьминогах как о мерзких и смертельно опасных тварях. Неверные представления подкреплялись время от времени появляющимися в печати сенсационными сообщениями о нападении осьминогов на людей, и вот осьминог, создание не более опасное, чем крупная треска, но гораздо более понятливое и доброжелательное, превратился в чудовище непомерной силы и свирепости.

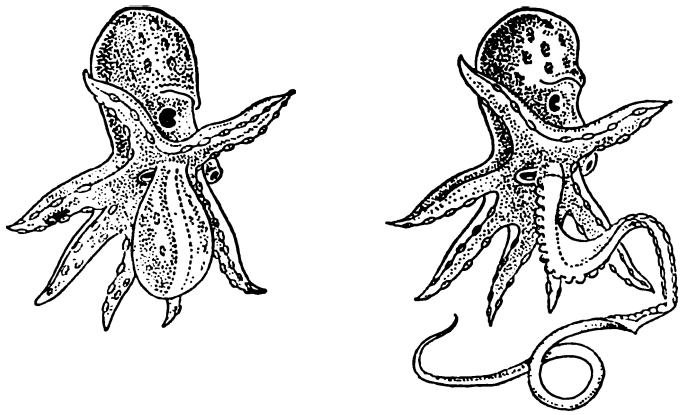


Рис. 111. Две стадии развития гектокотиля аргонавта.

На вопрос, опасны ли осьминоги, ответить однозначно все-таки нельзя. Сейчас описано около 200 видов осьминогов, но практически все они, за небольшим исключением, животные мелкие, длиной не более 0,5 м. Лишь два вида заслуживают внимания как возможные противники человека: это обыкновенный осьминог и осьминог Дофлейна.

Как показывают многолетние наблюдения и уже большой опыт подводных исследований, осьминоги — животные осторожные. Лишь будучи возбужденными, как во время спаривания, они становятся агрессивными. По свидетельствам аквалангистов, число которых год от года непрерывно растет, осьминоги первыми не нападают, но вторгшиеся в их царство непрошеные пришельцы не всегда могут рассчитывать на радушный прием.

Но, говоря об опасности, которую могут представлять осьминоги, следует упомянуть прежде всего о яде, о ядовитых укусах. Яд выделяется задней парой слюнных желез моллюска. Это вирулентная жидкость, близкая по составу к алкалоидам. Яд осьминогов действует парализующе на центральную нервную систему. У укушенных осьминогом животных — крабов, рыб и других жертв — немедленно наступают судороги, и они уже не могут сопротивляться.

Яд осьминогов опасен и для человека. Однажды сотрудник Калифорнийского аквариума был укушен в ладонь небольшим осьминогом. В первую же после укуса ночь его рука так распухла, что не стало видно суставов. Опухоль спала только через четыре недели. Признаки болезни напоминали симптомы змеиного укуса.

Маленьких осьминогов, живущих в прибрежных водах Индостана, индийские рыбаки назы-

вают «ядовитые канавки» и очень их боятся. Боль от укуса такая, словно укусил скорпион, и человек несколько недель чувствует слабость и головокружение.

Самым опасным осьминогом и даже самым опасным среди всех головоногих моллюсков следует считать маленького осьминога Hapalochlaena maculosa, живущего в прибрежных водах западной части тропической зоны Тихого океана и в прилегающих частях Индийского океана, печально известного и в Австралии. Размером он невелик — длиной не более 20 см и массой до 100 г. В возбужденном состоянии осьминог покрывается ярко-голубыми пятнами, образующими на руках кольца. Поэтому его называют «голубокольчатый осьминог». Но у него есть еще одно название — «голубая смерть». Встреча с этим осьминогом для некоторых людей кончилась трагично. Все зарегистрированные случаи происходили примерно так, как описано ниже. Однажды три молодых человека, зачисленных накануне в армию, прогуливались вдоль берега недалеко от Сиднея. Один из них увидел маленького яркоокрашенного осьминога и, восхищенный им, посадил его себе на ладонь и стал показывать малютку своим товарищам. Осьминог пробыл на ладони всего несколько минут. Когда молодой человек почувствовал боль, оказалось, что он не может снять осьминога. Товарищи оторвали моллюска от руки юноши и бросили в море. Через несколько минут юноша почувствовал, что не может глотать, а потом у него наступило удушье. Когда его доставили в госпиталь, он был уже без сознания. Несмотря на принятые меры (искусственное дыхание и массаж сердца), юноша умер через полтора часа после того, как взял в руки осьминога. «Два маленьких слабых кровоподтека замечены на втором суставе пальца, никаких ран на коже не было»,— так заканчивался протокол о трагическом случае.

Этот осьминог часто встречается в самых посещаемых местах Австралийского побережья. Однако, несмотря на большую численность этих ядовитых созданий, трагических случаев зарегистрировано относительно немного, что объясняется, видимо, ночным образом жизни моллюсков. Днем осьминог скрывается в пещерах, под камнями, в расселинах скал, в многочисленных консервных банках — любимых заменителях естественных укрытий. Часто скрывается в асцидиях.

Способность осьминога быстро менять окраску затрудняет его опознание. Когда моллюск спокоен, его легко можно спутать с двумя другими мелкими и совершенно безвредными осьминогами.

Яд этого моллюска — нейротоксин, вырабатываемый слюнными железами, включает два компонента, каждый из которых смертелен. Они действуют одновременно на нервную и мышечную системы и вызывают паралич дыхательной мускулатуры. В последние годы было зарегистрировано несколько смертельных случаев и несколько случаев с благополучным исходом. Исход встречи человека с моллюском зависит от количества яда, инъецированного осьминогом при укусе, т. е. в конечном счете от величины животного.

В связи с опасностью, которую представляет осьминог, австралийская лаборатория сывороток делает попытки создать противоядие. Но предварительные исследования не дали пока обнадеживающих результатов. Сейчас единственное средство спасения пострадавшего от яда осьминога — безотлагательное и длительное искусственное дыхание.

Благодаря тому что люди научились успешно содержать осьминогов в искусственных условиях, они стали демонстрироваться в морских аквариумах, а в последние годы стали даже объектом увлечения аквариумистов-любителей.

ПОДОТРЯД ПЛАВНИКОВЫЕ ОСЬМИНОГИ (CIRRATA)

В темных глубинах океана обитают скрытые от глаз человека странные и еще мало изученные головоногие — плавниковые осьминоги. От настоящих осьминогов они отличаются прежде всего наличием плавников. Кроме того, их присоски, располагающиеся на руках в один ряд, с боковыми усиками — чувствительными цирри. Сами же руки у этих осьминогов соединены кожистой перепонкой — умбреллой, которая простирается почти до концов рук. Плавники, располагающиеся в середине или у заднего конца тела, поддерживаются подковообразной формы хрящевой пластинкой, находящейся внутри моллюска. Мантийное отверстие очень узкое, а иногда и вовсе зарастает. Чернильного мешка и радулы нет. Ткани тела студенистые.

В настоящее время подотряд плавниковых осьминогов включает 3 семейства, 8 родов и примерно 30 видов.

По внешнему виду эти моллюски мало похожи на своих собратьев — настоящих осьминогов. По форме тела плавниковые осьминоги напоминают колокольчик (Chunioteuthis) или толстую лепешку (Opisthoteuthis) (табл. 25). Глаза у многих осьминогов развиты хорошо, но Cirrothauma — слепая. Глаза просвечивают сквозь покрывающую их кожу, как маленькие темные бусинки.

Плавниковые осьминоги — мелкие, средние и крупные животные. Самый большой из них — Cirroteuthis достигает длины 1,2—1,5 м. Это одно из самых крупных абиссальных животных.

Обитают плавниковые осьминоги в батиали и абиссали всех океанов, включая Арктику и Антарктику, в придонных слоях воды. Они обычно редко попадаются в тралы, а если это случается, то на борту оказываются бесформенные слизистые комочки, по которым трудно составить верное представление об их внешнем виде и образе жизни.

Во время поисков затонувшей в 1963 г. американской подводной лодки «Трешер» военно-морское ведомство США проводило фотографирование морского дна в предполагаемых районах катастрофы с помощью специальной автоматической фотокамеры, буксировавшейся с судна и двигавшейся над дном со скоростью 1—2 узла. Снимки делались с 10-секундными интервалами. Таким образом было обследовано дно Атлантического океана в Карибском районе и у Канарских островов. Всего было сделано более 20 тыс. снимков. Среди них оказалось несколько десятков снимков, запечатлевших плавниковых осьминогов в разных ситуациях. Вот цирратный осьминог, по-видимому, рода Cirroteuthis, парит над дном, раскинув руки наподобие раскрытого зонта, и выискивает добычу. В этом ему помогают многочисленные усики — цирри, направленные вниз ко дну. На одних снимках видно, что осьминог плывет, ударяя плавниками как веслами, на других движется обычным реактивным способом, прижав плавники к телу. Очевидно также, что эти моллюски могут плыть, подобно медузе, сокращая умбреллу и выталкивая из-под нее воду.

Благодаря фотографиям, запечатлевшим плавниковых осьминогов в их родной стихии, мы теперь знаем, что эти моллюски опускаются до глубины по крайней мере 5 км, что они там нередки и в размахе рук достигают 1,6—1,7 м.

ОТРЯД ВАМПИРОМОРФЫ (VAMPYROMORPHA)

Адский кальмар-вампир (Vampyroteuthis infernalis) — так немецкий зоолог Карл Хун назвал странного небольшого моллюска бархатно-черного цвета, который попался в трал во время экспедиции на исследовательском судне «Вальдивия». Вильям Биб, опускавшийся в пучину океана в батисфере у Бермудских островов в 1934 г., видел из иллюминатора на глубине 1 км этого маленького, но «ужасного», черного как ночь «осьминога».

Действительно, на первый взгляд Vampyroteuthis infernalis (табл. 25) наличием плавников, формой тела, умбреллой напоминает плавниковых осьминогов и раньше причислялся к этой группе головоногих. Но потом, после подробного изучения большой коллекции этих животных, собранных в разных районах Мирового океана, стало ясно, что вампиры — не осьминоги, но и не кальмары, хотя они имеют сходство и с теми и с другими, а особый отряд головоногих (Vampyromorpha). Грейс Пикфорд считает V. infernalis (единственного представителя этого отряда) реликтовым видом среди внутираковинных моллюсков.

Это животное средних размеров, длиной до 37 см, при длине мантии 11—13 см, бархатисто-черного цвета. Ширококоническая мантия имеет у заднего конца пару плавников. Руки соединены кожистой мембраной, которая не доходит до их концов. Между основаниями рук первой и второй пар имеются тонкие бичевидные втяжные конечности, лишенные присосок. Это органы осязания. На руках сидят присоски двух типов — сидячие, как у осьминогов, и стебельчатые, как у кальмаров, с тем лишь отличием, что у них нет хитиновых колец. По обе стороны от присосок тянутся ряды коротких усиков.

Мантийное отверстие широкое, и на краях мантии, и в основании воронки есть кнопки и бугорки — примитивный запирающий аппарат, напоминающий таковой кальмаров. Глаза у вампиров «открытые», как у кальмаров. Есть еще одна общая с ними черта — наличие гладиуса. У адского кальмара-вампира имеется радула, чернильного мешка нет.

Брюшная поверхность мантии, головы и рук вампира усеяна мельчайшими горящими точками. Это светятся крупинки фосфоресцирующего вещества, имеющегося в коже моллюска. На спинной стороне головы они образуют у глаз два овальных скопления. На заднем конце тела позади плавников есть пара крупных сложноустроенных фотофоров. Прозрачная роговица покрывает «фонарик» — фосфоресцирующее тело фотофора. Имеются своего рода «веки» — кожистые складки, которые могут закрывать «фонарик».

Плавают вампиры медленно, ударяя плавниками как веслами, но при бегстве включают реактивный двигатель — воронку, помогая ей сокращениями умбреллы.

Грейс Пикфорд установила наличие у вампиров интересного метаморфоза. У молодых вампиров имеется пара плавников, располагающихся у заднего конца тела за крупными фотофорами. Но по мере роста моллюска они укорачиваются, а впереди фотофоров возникает другая пара плавников, так что некоторое время вампиры имеют четыре плавника. Затем личиночные плавники редуцируются и остается одна пара — перед фотофорами.

Яйца у вампиров крупные (3—4 мм), выметываются в воду поодиночке.

ОТРЯД КАЛЬМАРЫ (TEUTHIDA)

Этот отряд объединяет самых крупных, подвижных и хищных головоногих моллюсков (табл. 21, 23, 25, 27). Среди морфологических особенностей, характерных для этой группы головоногих, следует упомянуть следующие: цилиндрическая или коническая мантия, снабженная парой стреловидных или ромбических плавников. 10 конечностей — 4 пары рук и пара щупалец, вооруженных хитиновыми кольцами, у некоторых моллюсков во взрослом состоянии

преобразующимися в крючья. Раковина, вернее, ее рудимент, представлена тонкой хитиновой пластинкой — гладиусом.

Кальмары широко распространены в полносолевых морях нашей планеты — от студеных полярных вод до коралловых лагун, от поверхности до абиссальных глубин.

Отряд кальмаров делится на 2 подотряда: *неритические кальмары* (Myopsida) и *океанические кальмары* (Oegopsida).

ПОДОТРЯД НЕРИТИЧЕСКИЕ КАЛЬМАРЫ (MYOPSIDA)

Неритические кальмары, иначе закрытоглазые, отличаются от океанических открытоглазых наличием закрытого глаза. Передняя камера глаза целиком затянута прозрачной роговицей и связана с внешней средой лишь крохотным отверстием — слезной порой. Мантия всегда мускулистая, присоски на конечностях никогда не преобразуются в крючья, щупальца всегда присутствуют. Фотофоров почти не бывает или они немногочисленные и примитивного строения. Функционирует один левый яйцевод.

Неритические кальмары обитают в водах шельфа и редко опускаются глубже 500 м. Они распространены в теплых и умеренных водах и отсутствуют в арктических районах. Наибольшего разнообразия они достигают в тропических водах.

Подотряд Myopsida включает 2 семейства, 8 родов и около 50 видов.

Pickfordiateuthis pulchella — единственный представитель семейства *пикфордиатеутид* (Pickfordiateuthidae) — маленький кальмар, имеет короткую, закругленную на конце мантию и пару небольших плавников. Для кальмаров этого семейства характерно наличие на булаве щупалец двух рядов присосок. P. pulchella обитает в западной части Атлантического океана у берегов Флориды. Держится на мелководье в зарослях морской травы и на песке, там же откладывает яйца.

Кальмары семейства *лолигинид* (Loliginidae) (табл. 23) населяют прибрежные воды умеренных и теплых зон океана. Эта группа очень многочисленна, она включает 7 родов и около 50 видов. Лолигиниды держатся у дна, но могут подниматься в толщу воды и к ее поверхности. Многие из них животные стайные, образующие в некоторых районах большие скопления. Северная граница распространения лолигинид проходит по Северному и Японскому морям, южная — в районе Огненной Земли, банки Бердвуд и Тасмании.

Лолигиниды — животные мелких и средних размеров. Самый крупный представитель этого семейства — *европейский лолиго* (Loligo forbesi) достигает длины 75 см, а *обыкновенный лолиго* (L. vulgaris) не превышает в длину 50 см.

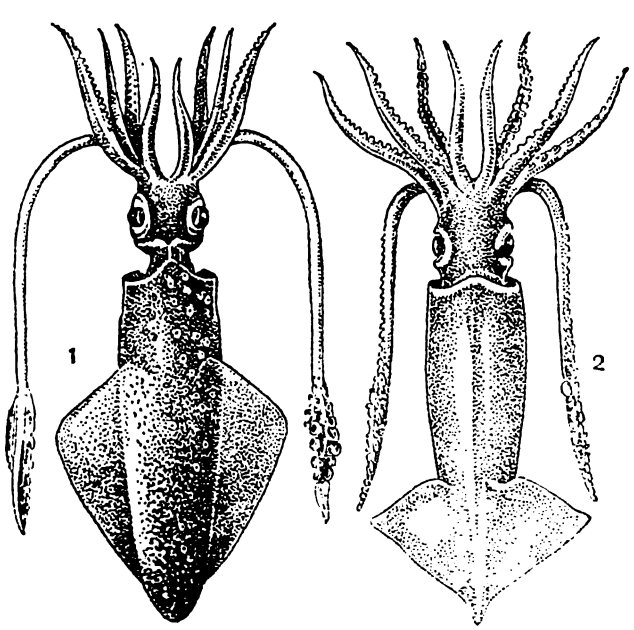
Самый распространенный среди лолигинид род Loligo, многочисленные виды которого широко расселены в теплых и умеренных водах Мирового океана.

Сепиевидные кальмары рода *сепиотеутисов* (Sepioteuthis) имеют разорванный ареал: они встречаются в тропических водах западной части Атлантического океана, но отсутствуют в его восточной части, обычны в Индийском океане и в тропической зоне западной части Тихого океана, но не обнаружены пока в его восточной части. Кальмары этого рода напоминают сепий длинным плавником, окаймляющим мантию. В западной части Атлантического океана, где настоящих сепий нет, сепиотеутисы занимают экологическую нишу нектобентосных хищников. Они обычно держатся на небольшой глубине, на рифах и в зарослях морских трав.

Лолигиниды внешне с трудом различаются в молодом возрасте. Идентификация возможна во многих случаях лишь по зрелым особям. У некоторых видов очень сильно выражен половой диморфизм. Например, у кальмаров рода *аллотеутисов* (Alloteuthis) и *уротеутисов* (Uroteuthis) самцы отличаются от самок наличием длинного (до половины длины мантии) «хвоста».

Лолигиниды — весьма подвижные, активные животные, мигрируют в пределах шельфа. Нерестятся они, как правило, на мелководье в закрытых от волн бухтах. Спаривание лолигинид происходит двумя способами — в положении «голова к голове» или иным образом, когда самец сбоку подплывает к самке, обхватывает ее руками и переносит пачки сперматофоров на ее семяприемник. Сразу после копуляции самки устремляются ко

Рис. 112. Кальмары:
1 — обыкновенный лолиго (Loligo vulgaris); *2* — кальмар Todarodes sp.



дну и тут же откладывают яйцевые капсулы, закапывая их концы в грунт или прикрепляя к подводным предметам. Яйцевые капсулы лолигинид бывают разного размера и формы: в виде студенистых шнуров, образований, напоминающих бобовые стручки, ягоды. Яйцевые капсулы содержат разное число яиц — от 2 до 250. Самые крупные яйца, длиной 11—13 мм, откладывают сепиотеутисы.

Некоторые лолигиниды во время нереста формируют общие кладки. Аквалангисты, погружавшиеся у берегов Калифорнии, определили, что площадь дна, где происходил нерест Loligo opalescens, была равна 1600 км² и на 1 м² насчитывалось более 10 тыс. капсул. В районе Багамских островов были обнаружены кладки диаметром 3 м.

Напротив, у кальмаров рода Sepioteuthis кладки небольшие, находящиеся на значительном расстоянии друг от друга. Моллюски помещают их в укромных местах — под камнями, в пустых раковинах и даже в пустых панцирях крабов.

Продолжительность инкубации зависит от температуры. Лолигиниды растут быстро и созревают к концу первого года жизни, а в тропиках могут достигать зрелости и в возрасте 8 месяцев.

Многие виды лолигинид имеют промысловое значение.

ПОДОТРЯД ОКЕАНИЧЕСКИЕ КАЛЬМАРЫ (OEGOPSIDA)

Настоящие кальмары — обитатели открытых морских просторов. Они принадлежат к числу самых быстрых пловцов, уступая в скорости только таким спринтерам моря, как меч-рыба, тунцы и дельфины. Спасаясь от погони, некоторые кальмары могут даже вылетать из воды и, подобно летучим рыбам, проноситься над волнами десятки метров. Иногда кальмар «выстреливает» так высоко, что попадает на палубу проходящего судна. Эти кальмары известны у моряков под названием «летающие кальмары».

Лучшими «пилотами» среди кальмаров являются кальмары-оммастрефиды, а среди них — Ommastrephes bartrami, Sthenoteuthis и Ornitoteuthis. Способность к полету отражена в названиях этих кальмаров: Sthenoteuthis pteropus — крылорукий кальмар, Ornitoteuthis — кальмар-птица, Pterygioteuthis — крылатый и т. д. «Живые ракеты», «живые стрелы» — так называют обычных кальмаров, обитающих в поверхностных слоях воды.

Быстрота движения кальмаров обеспечивается наличием у них мощных мышц, а также необычайно высокой проводимостью их нервной системы. Нервные импульсы проносятся по нервным волокнам с огромной скоростью. Это возможно благодаря необычайной толщине нервных волокон. У Dosidicus gigas они в 100 раз толще, чем у человека. Это наиболее совершенная сигнальная система во всем животном царстве и к тому же легка для изучения. Вот уже несколько десятилетий проводятся исследования нервной системы кальмаров. Многими нашими представлениями о физиологии, биохимии нервной системы человека мы обязаны этим работам.

Кальмары — чрезвычайно маневренные пловцы. Чуть изогнув воронку в сторону, кальмар может резко изменить направление движения, может «дать задний ход».

Самыми типичными, широко распространенными являются кальмары семейства *оммастрефид* (Ommastrephidae). Эти кальмары населяют поверхностные горизонты океанической пелагиали. Они распространены в Мировом океане в умеренных и теплых водах примерно между 60° с. ш. и 60° ю. ш. Среди оммастрефид есть неритo-океанические и океанические виды. Первые обитают в водах шельфа и склона, например *тихоокеанский кальмар* (Todarodes pacificus), *северный кальмар-стрелка* (T. sagittatus), *короткоперый кальмар* (Illex illecebrosus).

Океанические кальмары не связаны ни с берегом, ни с дном. Как правило, ареалы их необычайно широки и перекрывают друг друга, а в пределах отдельного ареала доминирует один вид. Оммастрефиды сменяют друг друга в пелагиали океана. Например, если двигаться с севера на юг от берегов Ирландии, то прежде всего попадаешь в царство *кальмара Бартрама* (Ommastrephes bartrami). Примерно у 35° с. ш. в поверхностных водах могут ловиться как кальмар Бартрама, так и *крылорукий кальмар* (Sthenoteuthis pteropus), а в тропических водах второй вид становится уже фоновым. В южных субтропических водах доминирует кальмар Бартрама, а на юге, в умеренных водах, его заменяет *южный кальмар-стрелка* (Todarodes angolensis).

Точно так же оммастрефиды распространены в двух других океанах, с той только разницей, что вместо Sthenoteuthis pteropus в тропических водах Индийского и Тихого океанов обитает близкий ему вид — S. oualaniensis.

У кальмаров, живущих в умеренных водах, районы нагула и нереста пространственно разобщены, и кальмары совершают сезонные миграции, сначала пассивные, когда личинки дрейфуют с течениями, а потом активные, после того как кальмары подрастут. Например, у Todarodes pacificus личинки, появившиеся на свет в теплых водах Восточно-Китайского моря, с течениями переносятся либо в Японское море, либо в Тихий океан и движутся на север. Кальмары растут, их нагул происходит в богатых продуктивных районах умеренной зоны Тихого океана в течение лета, а с похолоданием начинают откочевывать к югу, к местам нереста. Во время сезонных миграций T. pacificus движется со средней скоростью 25 миль в сутки, покрывая за 3 месяца 2500 миль.

Типичные нектонные кальмары, каковыми являются оммастрефиды, совершают и вертикальные суточные миграции. Днем они держатся на большой глубине, а ночью поднимаются к поверхности, где активно кормятся. Питаются они рыбой, другими кальмарами и разными ракообразными, кроме того, в состав их пищи входят крылоногие и киленогие моллюски, хетогнаты и даже Cirripedia, словом, любые живые организмы, подходящие по размеру. Размер жертвы обычно не превышает $^1/_3$ размера хищника.

Кроме оммастрефид, в эпипелагиали океана обитает немало других кальмаров, хотя они не так многочисленны. В самых верхних горизонтах моря обычны крючьеносные кальмары — Onychoteuthis banksi, Onychia carribaea, относящиеся к семейству *онихотеутид* (Onychoteuthidae). Синяя спина и серебристое брюхо — типичная окраска поверхностных пловцов.

В просторах океана встречается удивительный *кальмар-ромб* (Thysanoteuthis rhombus), названный так за большой ромбовидный плавник, идущий вдоль всей мантии моллюска. Это мощные мускулистые животные с совершенным запирающим вороночно-мантийным аппаратом. По свидетельству моряков, эти кальмары могут вылетать из воды. Но обычно они плавают неторопливо, держатся парами или небольшими группами. Питаются мелким планктоном и, видимо, поэтому не реагируют на джиггеры (специальные орудия лова кальмаров, см. с. 145).

Кладки кальмара-ромба, которые неоднократно находили на поверхности океана в разных районах, имеют вид гигантских «сосисок» из прозрачной слизи, в верхнем слое которой содержится располагающийся по спирали двойной ряд яиц. Кладка иногда достигает 1 м длины и 30 см в диаметре.

Океанические кальмары обитают всюду в открытом море. Стоит кораблю бросить якорь, даже на значительном отдалении от берега, как через небольшой промежуток времени в освещенный круг у борта судна начинают устремляться морские жители — летучие рыбы, макрелещуки, различные беспозвоночные и кальмары. Быстро проносятся они через освещенную зону, исчезают, вновь живыми стрелами мелькают в темных водах моря.

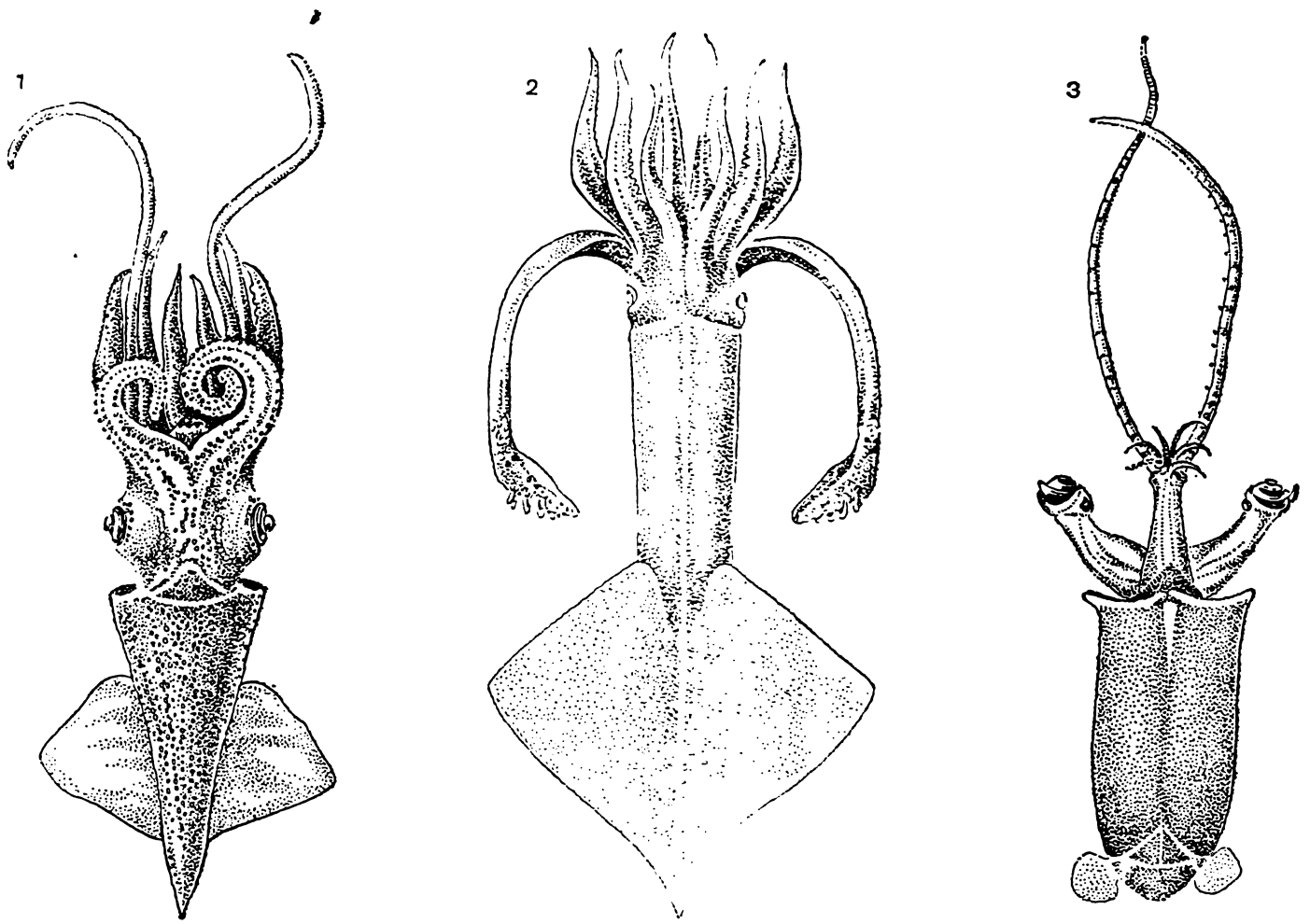


Рис. 113. Кальмары:
1 — Enoploteuthis leptura (молодой самец); *2* — Onychoteuthis banksi; *3* — Bathothauma lyromma (самка).

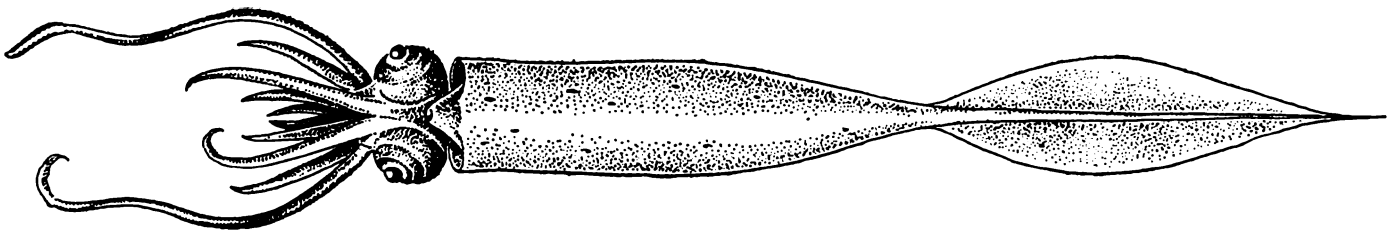


Рис. 114. Galiteuthis armata.

Здесь же в ночном хороводе часто можно увидеть и маленьких кальмаров-светлячков из семейства *энеплотеутид* (Enoploteuthidae) (табл. 27), поверхность тела которых усеяна мелкими фотофорами. Обычно в дневное время эти кальмары держатся на глубине 100 м и более, в темное же время суток они поднимаются в верхние горизонты. В умеренных и тропических водах мелкие кальмары-светлячки многочисленны. Известно много видов энеплотеутид, принадлежащих к родам *абралий* (Abralia), *абралиопсисов* (Abraliopsis) и *энеплотеутисов* (Enoploteuthis).

Среди кальмаров, активных, подвижных, являющихся типичными представителями нектона, есть немало планктонных животных, перешедших в процессе эволюции к пассивному перемещению. Примером таких животных могут служить кальмары семейства *кранхиид* (Cranchiidae). У них безмускульная кожистая, иногда прозрачная мантия, сквозь стенки которой сверкают фотофоры и поблескивает печень, одетая в ирридирующую оболочку. Антарктический кальмар Crystalloteuthis действительно похож на кристалл льда.

Планктонные кальмары обладают нейтральной плавучестью благодаря тому, что внутри их тела имеется поплавок — пузырь, наполненный легкой жидкостью. Поплавком служит целом, а жидкостью — раствор хлорида аммония. Несмотря на малую подвижность этих кальмаров, хватательный аппарат у них развит хорошо. У многих видов щупальца мускулистые, крепкие, а у видов родов *галитеутисов* (Galiteuthis), *таониусов* (Taonius) и *мезонихотеутисов* (Mesonychoteuthis) на конечностях имеются большие крепкие хитиновые крючья.

Среди глубоководных кальмаров немало причудливых форм: небольшие кальмары со слабой мантией и длинными, необычайно толстыми руками с цепочкой «огней» на них, с тонкими длинными щупальцами (Chiroteuthis veranyi), с длинными тонкими конечностями (кальмары семейства Joubiniteuthidae), со стебельчатыми глазами (Bathothauma) (табл. 25).

У мезопелагических кальмаров очень большое разнообразие в числе и расположении фотофоров. Фотофоры могут располагаться на мантии, голове, руках, глазах, внутри мантии и даже внутри терминального конуса гладиуса.

Характерной особенностью океанических кальмаров являются их крючья. Они возникают из хитиновых колец присосок. Крючья образуются у взрослых кальмаров семейств Gonatidae, Onychoteuthidae, Octopoteuthidae, Enoploteuthidae, у родов Alluroteuthis, Mesonychoteuthis, Galiteuthis и Taonius. Крюк образуется обычно из центрального зуба хитинового кольца за счет его роста и сближения его боковых сторон. Крюк одет кожистым капюшоном, и из отверстия торчит лишь его острие. Крючья, как и присоски, сидят на стебельках и могут поэтому вращаться. Исключение составляют крючья на руках кальмара Mesonychoteuthis hamiltoni. Его крючья, одетые плотными капюшонами, плотно приросли к поверхности руки.

У большинства кальмаров кожа гладкая, но у ряда форм (Echinoteuthis, Cranchia, Galiteuthis glacialis) она покрыта хрящевыми бугорками, а у некоторых (Lepidoteuthis) «чешуйками» — плоскими пластинками, похожими на ганоидную чешую примитивных рыб.

Некоторые виды кальмаров чрезвычайно многочисленны. В отдельные годы они способны образовывать в некоторых районах Мирового океана значительные скопления. Огромные массы кальмаров во время нагульных миграций подходят и к берегам. Такие явления были зарегистрированы у тихоокеанских берегов Южной Америки. Например, в 30-е гг. перуанский кальмар *дозидикус* (Dosidicus gigas) образовал огромные скопления в прибрежных водах Чили. Стаи кальмаров забили бухты и мешали судоходству. Затем кальмары погибли, и их выбросило на берег. В это время огромные валы из мертвых кальмаров тянулись вдоль побережья, отравляя воздух запахом гниющих животных.

Совсем недавно, в 1979—1981 гг., наблюдались массовые подходы северных кальмаров-стрелок к берегам Северной Норвегии и Мурмана. Три осени подряд эта картина повторялась, но на четвертый год кальмаров не было. Пока не выяснено, с чем связаны вспышки численности кальмаров.

Большинство кальмаров невелики по размерам. Есть среди них и крупные животные, например *антарктический кальмар* (Mesonychoteuthis hamiltoni), длина которого может достигать 3,5 м.

Но есть в океане и настоящие гиганты — это *гигантские кальмары*, или *архитеутисы* (Architeuthis). Долгое время эти кальмары не попадали в руки зоологов, но легенд о них было немало.

С древнейших времен люди, жизнь и труд которых тесно связаны с морем, верили, что в морской пучине живут странные огромные существа, не похожие на других обитателей моря. Одни называли их полипусами, другие — пульпами. О крупных морских животных, вооруженных многочисленными щупальцами с присосками, писал еще Аристотель. У народов, населявших Северную Европу, существовали легенды об огромных морских чудовищах — «кракенах», которые нападали на корабли.

В середине прошлого века легенды ожили: французский корвет «Алектон» столкнулся с огромным кракеном. В сражении участвовала вся команда. В животное стреляли, метали гарпуны и пытались баграми вытащить его из воды. Но гарпуны и багры не держались в мягком теле. Отчет капитана корвета об этом происшествии был зачитан на заседании Французской Академии наук. Но вещественных доказательств, могущих убедить ученых в существовании огромных чудовищ, не было. Вскоре, в 70-х гг., доказательства были получены. Осенью 1873 г. два рыбака и мальчик ловили рыбу в одной из бухт Ньюфаундленда. Увидев какую-то огромную массу, плавающую на поверхности, они решили, что это обломки корабля после кораблекрушения. Один из рыбаков, приблизившись к этой массе, ударил багром. Внезапно она ожила, вздыбилась, и люди увидели, что наткнулись на кракена. Длинные щупальца чудовища обвили лодку. Тело кракена стало погружаться и потащило за собой лодку. Мальчик не растерялся и томагавком отсек руки чудовища. Кракен выпустил чернила, окрасив вокруг воду, и, скользнув в глубину, исчез. Рыбаки поспешили к берегу. Щупальце было передано местному натуралисту Харвею. Так впервые в руки ученых попала часть тела доселе мифической «рыбы-дьявола», о существовании которой велись споры в течение многих веков. Через месяц в этом же районе рыбакам удалось поймать кракена сетью. Этот экземпляр также был передан Харвею. Длина чудовища составляла 10 м.

70-е гг. прошлого столетия были, видимо, губительными для кракенов. За истекшие 100 лет этих чудовищ не раз находили выброшенными на берег, издыхающими на поверхности воды, а также в желудках кашалотов в разных частях Мирового океана, но в основном у берегов Ньюфаундленда, Великобритании, Норвегии и Новой Зеландии. Самый крупный из найденных экземпляров имел длину 18 м, но большая ее часть (12 м) приходилась на конечности.

И сейчас время от времени появляются сообщения о находках этих кальмаров. Несколько раз они попадались в сети, но это были, как правило, не очень крупные особи. Экземпляры, извлеченных из желудков кашалотов, также не достигали максимальных размеров. К настоящему времени накопилось достаточно данных по Architeuthis, чтобы составить самые общие представления об этом удивительном существе.

Гигантский кальмар, по-видимому, имеет нейтральную плавучесть, благодаря наличию довольно высокой концентрации ионов аммония в мускулах мантии, головы и рук. Этим, вероятно, объясняется, почему мертвые или умирающие кальмары часто поднимаются к поверхности и выбрасываются на берег. Поэтому утверждение некоторых ученых о том, что гигантский кальмар — хороший пловец, явно неверно. По сравнению с настоящими нектонными кальмарами Architeuthis имеет слабо развитую мускулатуру, относительно небольшой и слабый плавник и несовершенный запирающий вороночно-мантийный аппарат.

Чем же питаются гигантские кальмары? Пока на этот вопрос исчерпывающего ответа дать нельзя, так как желудки многих исследованных кальмаров оказывались пустыми. Однако гигантские кальмары, желудки которых были наполнены пищей (а таких тоже было немало), показали, что главную пищу этих животных составляют мезопелагические кальмары и рыбы, преимущественно миктофиды. Таким образом, можно считать, что архитеутисы, будучи малоактивными животными и плохими пловцами, скорее всего являются «ожидающими хищниками», не способными активно преследовать добычу.

Главным врагом взрослых архитеутисов является самый крупный зубатый кит — кашалот. Молодых архитеутисов (длиной 10—20 см) иногда поедают крупные рыбы, такие, как тунцы и акулы. Кашалоты, добытые в разное время и в разных районах Мирового океана — у Мадейры, Японских и Курильских островов, у берегов Южной Африки и Австралии, часто имели в желудках гигантских кальмаров или их остатки. Кашалоты, как известно, кормятся на глубине от 200 до 1500 м — именно в этой зоне находятся их кормовые «поля». Здесь они и встречаются с архитеутисами. В литературе имеются весьма красочные описания яростных схваток двух гигантов на поверхности моря. Теперь, располагая достаточными наблюдениями и более точными сведениями о биологии архитеутиса, мы понимаем, что эти «сражения» не что иное, как слабые попытки кальмара противостоять кашалоту, попытаться вырваться из его пасти. Надо ли говорить, что даже крупный архитеутис (с длиной туловища до 3—3,5 м) имеет массу не более 200—250 кг, тогда как кашалот (длиной до 20 м) имеет массу 35—50 т! Сила хищника не сравнима с силой его жертвы. И хищник всегда выходит победителем. Кашалот легко справляется со своей жертвой, так как архитеу-

тис не может оказать ему серьезного сопротивления. Что же касается многочисленных шрамов, в том числе и круглых, на голове и передней части туловища кашалотов, то они являются отпечатками присосок (вернее, их хитиновых колец) архитеутиса, так как только у этого кальмара присоски имеют правильную округлую форму и зазубренность по всему краю кольца. Следует подчеркнуть, что у самых крупных архитеутисов ни разу не были найдены присоски, диаметр которых был бы больше 5 см. В то же время исследователи пишут, что на теле кашалотов они находили отпечатки колец диаметром 10 и даже 15 см. Это объясняется просто: кашалоты, у которых были найдены на коже отпечатки присосок подобных размеров, были «отмечены» архитеутисом в молодом возрасте, когда они еще не достигли максимальной длины. С ростом кашалота его покровные ткани также растягиваются, вместе с ними увеличиваются размеры отпечатков присосок, оставленных гигантским моллюском.

Возникает вопрос: опасны ли архитеутисы для судов, если принять во внимание их мрачную славу? Кальмары могут представлять, хотя и это весьма сомнительно, опасность для маленьких судов. Некоторые исследователи считают, что в наше время опасность встречи с этим обитателем морской пучины может угрожать лишь тем смельчакам, которые предпринимают длительные путешествия, пересекая океан на маленьких яхтах или плотах в одиночку. Однако ни «Кон-Тики», ни «Ра», ни яхта Вилліса, ни многие другие суда ни разу не подвергались нападению этих животных. За последние десятилетия интенсивных морских научных исследований ни разу не было отмечено никаких агрессивных действий со стороны кракенов. И это естественно. Выше уже говорилось, что архитеутисы обитают на достаточно больших глубинах — в мезопелагиали. Практически лишь в исключительных случаях они поднимаются к поверхности моря — это погибающие или мертвые животные.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Головоногих моллюсков издавна употребляли в пищу. В Китае, Японии и Корее использование этих животных в качестве пищевых продуктов уходит в глубь веков; в средиземноморских странах оно имеет также очень давнюю историю. Античные писатели, в частности Аристотель, Плутарх и Плиний, сообщают, что в Древней Греции и Древнем Риме искусно приготовленный осьминог был обычной пищей. Головоногих моллюсков использовали также в медицине и парфюмерии. Из красивых раковин наутилусов делали украшения, из чернильной жидкости сепий изготовляли краску и чернила.

И до сих пор в странах Средиземноморья и Юго-Восточной Азии головоногие моллюски пользуются большой популярностью. Их заготавливают в мороженом, свежем, сушеном и консервированном виде.

В странах Северной Европы, Америки и Австралии до недавнего времени головоногих моллюсков в пищу почти не употребляли, так как там бытовало традиционное предубеждение против этих животных. Ловили их в небольшом количестве для наживки при ярусном лове рыбы.

В последнее десятилетие интерес к головоногим моллюскам резко возрос. Вызван он неблагоприятным состоянием рыбных запасов и необходимостью изыскивать дополнительные биоресурсы, не используемые пока промыслом, которые могли бы восполнить дефицит белковой пищи. Нехватка пищевого белка все острее ощущается на нашей планете. Среди таких «свободных» ресурсов первое место заняли головоногие моллюски. Действительно, целый комплекс особенностей ставит их в разряд ценных промысловых животных. Широкое распространение и способность образовывать плотные скопления, дающие возможность вести эффективный лов, короткий жизненный цикл и быстрый рост определяют высокий уровень промыслового изъятия. Но самое главное — отличные вкусовые качества и пищевая ценность. По основным показателям питательности — калорийности и белковому составу — кальмары и другие головоногие превосходят остальных употребляемых в пищу моллюсков и даже некоторых рыб и лишь незначительно уступают говяжьему мясу и телятине.

К этому следует добавить также и высокий выход продукции — 80% массы моллюска используется в пищу. Причем даже внутренности головоногих представляют ценность, так как содержат большое количество различных веществ, из которых могут быть приготовлены сильнодействующие лекарства. Таким образом, головоногие моллюски могут использоваться полностью, на 100%.

За последние годы вылов головоногих моллюсков увеличился в полтора раза, и сейчас он составляет 1,64 млн. т. Бóльшую часть вылова составляют кальмары. Ежегодно вылавливают около 1,2 млн. т кальмаров. На долю каракатиц и осьминогов приходится примерно по 200 тыс. т. Основная часть общего улова головоногих берется в Тихом океане, на долю Атлантического океана приходится третья часть, а роль Индийского океана в этом плане пока незначительна.

В промысле головоногих участвует сейчас около 50 стран, но львиная доля улова падает на 5—6 стран (Япония, Корея, Таиланд, Испания, Италия, Польша). Ведущей добывающей и потребляющей этих моллюсков страной была и остается Япония, где ежегодно добывают не менее 700 тыс. т

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 9—16

Таблица 9. Голожаберные моллюски северных морей:

1 — дендронотус Dendronotus frondosus;
2 — эолидия Aeolidia papillosa;
3 — дендронотус Dendronotus sp. с кладкой (Северный Ледовитый океан);
4 — корифелла бугорчатая (Coryphella verrucosa);
5 — кадлина Cadlina laevis;
6 — тритония Tritonia primorjensis.

Таблица 10. Голожаберные моллюски коралловых рифов:

1 — антиопелла гребенчатая (Antiopella cristata);
2 — хромодорисы африканские (Chromodoris africana) (в центре);
3 — хальгерда Вилли (Halgerda willeyi).

Таблица 11. Покровительственная окраска у голожаберных моллюсков:

1 — пельтодорисы (Peltodoris atromaculata) на губке;
2 — корифеллы (Coryphella verrucosa) на известковой водоросли.

Таблица 12. Наземные моллюски:

1 — Jaminia sp.;
2 — Helicella candachatica;
3 — улитка кустарниковая (Bradybaena fruticum);
4 — янтарка (Succinea putris);
5 — Pupilla muscorum;
6 — Perforatella bidens;
7 — слизень полевой (Deroceras agreste);
8 — Arion subfuscus;
9 — A. empiricorum;
10 — Limax cinereoniger;
11 — Limax maximus;
12 — Cochlicopa lubrica;
13 — Theba fruticola;
14 — Iphigena ventricosa;
15 — Ena obscura;
16 — Cepaea nemoralis;
17 — Zebrina cylindrica;
18 — Gigantomilax kollyi;
19 — Bradybaena maacki;
20 — Caucasotachea atrolabiata;
21 — Helix vulgaris;
22 — Vallonia costata;
23 — Philomycus bilineatus;
24 — Trigonochlamys imitatrix.

Таблица 13. Двустворчатые моллюски морей СССР.

Надотряд первичножаберные (Protobranchia):
1 — ореховидка ацила (Acila divaricata);
2 — нукулана обыкновенная (Nuculana pernula);
3 — йольдия северная (Yoldia hyperborea);
3а — то же, вид с брюшной стороны;
4 — мегайольдия широкая (Megayoldia thraciaeformis).

Надотряд настоящие пластинчатожаберные (Autobranchia):
5 — арка вздутая (Anadara broughtonii);
6 — арка холодноводная (Bathyarca glacialis);
7 — лимопсис (Limopsis vaginatus);
8 — глицимерис белополосый (Glycymeris albolineatus);
9 — модиола обыкновенная (Modiolus modiolus);
10 — модиола адриатическая (M. adriaticus);
11 — модиола фасолевидная (M. phaseolinus);
12 — митилястер вытянутый (Mytilaster lineatus);
13 — мускулюс черный (Musculus nigra);
14 — гребешок черноморский (Flexopecten ponticus);
15 — гребешок гренландский (Propeamussium groenlandicus);
16 — гребешок холодноводный (Hyalopecten frigidus);
17 — лима белая северная (Limatula hyperborea);
18 — аномия гигантская (Pododesmus macrochisma);
19 — аномия шиповатая (Anomia aculeata);
20 — астарта зубчатая (Astarte crenata);
21 — астарта атлантическая (A. sulcata);
22 — астарта северная (A. borealis);
23 — астарта овальная (A. elliptica).

Таблица 14. Морские двустворчатые моллюски из надотряда настоящих пластинчатожаберных (Autobranchia):

1 — йольдия косо-черненая (Yoldia scissurata);
2 — астарта Монтаги (Astarte montagui);
3 — сердцевидка калифорнийская (Clinocardium californiense);
4 — литофага обыкновенная (Lithophaga lithophaga);
5 — астарта Ролланда (Astarte rollandi);
6 — гребешок японский (Chlamys farreri nipponensis);
7 — трахикардиум рыжий (Trachycardium flavum);
8 — сердцевидка-цикломарга редкоребристая (Cyclocardia paucicostata);
9 — коркулюм сердцевидный (Corculum cardissa);
10 — сердцевидка геми кардия (Hemicardia hemicardium);
11 — венус-петушок (Venus casina);
12 — хамелея перепоясанная (Chamelea fasciata);
13 — морской черенок энзис (Ensis ensis);
14 — гребешок чешуйчатый (Cyclopecten imbricatum);
15 — папиридея игольчатая (Papyridea spinosa);
16 — глицимерис обыкновенный (Glycymeris glycymeris);
17 — мия усеченная (Mya truncata);
18 — гребешок тигровый (Chlamys tigerina).

Таблица 15. Двустворчатые моллюски морей СССР из надотряда настоящих пластинчатожаберных (Autobranchia):

1 — сердцевидка ребристая (Cyclocardia crebricostata);
2 — арктика исландская (Arctica islandica);
3 — сердцевидка волосатая (Clinocardium ciliatum);
4 — серрипес гренландский (Serripes groenlandicus);
5 — сердцевидка-акантокардия редкоребристая (Acanthocardia paucicostata);
6 — петушок Chione gallina;
6а — то же, вид со спинной стороны;
7 — дозиния японская (Dosinia japonica);
8 — петушок-рудитапес (Ruditapes philippinarum);
9 — каллиста тихоокеанская (Callista brevisiphonata);
10 — венерупис морщинистый (Venerupis rugatum);
11 — гульдия маленькая (Gouldia minima);
12 — лиоцима изменчивая (Liocyma fluctuosa);
13 — мерценария Стимпсона (Mercenaria stimpsoni);
14 — прототака (Protothaca euglypta);
15 — камнеточец-петрикола (Petricola lithophaga);
16 — перонидия желтая (Peronidia lutea);
17 — ангулюс (Angulus donacinus);
18 — гастрана хрупкая (Gastrana fragilis);
19 — макома известковая (Macoma calcarea);
20 — макома балтийская (M. balthica);
21 — абра овальная (Abra ovata);
22 — кровянка оливковая (Nuttallia olivacea).

Таблица 16. Морские промысловые двустворчатые моллюски:

1 — мидия Грэя (Crenomytilus grayanus);
2 — мидия съедобная (Mytilus edulis);
3 — саксидомус пурпурный (Saxidomus purpuratus);
4 — устрица съедобная (Ostrea edulis);
5 — устрица гигантская (Crassostrea gigas);
6 — устрица виргинская (C. virginica);
7 — устрица пластинчатая (C. denselamellosa);
8 — гребешок большой (Pecten maximus);
9 — гребешок приморский (Patinopecten yessoensis).

Таблица 9. Голожаберные моллюски северных морей

1

2

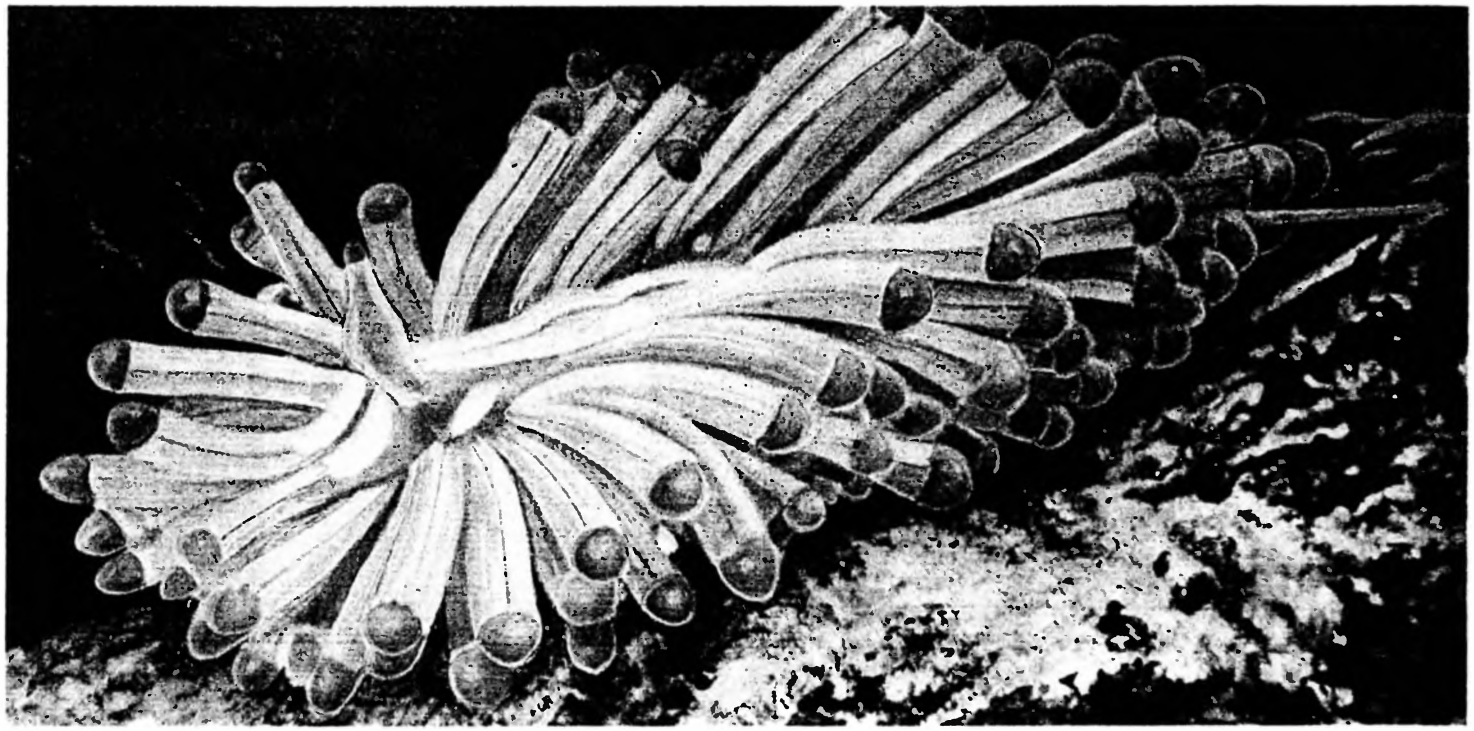
3

4

5

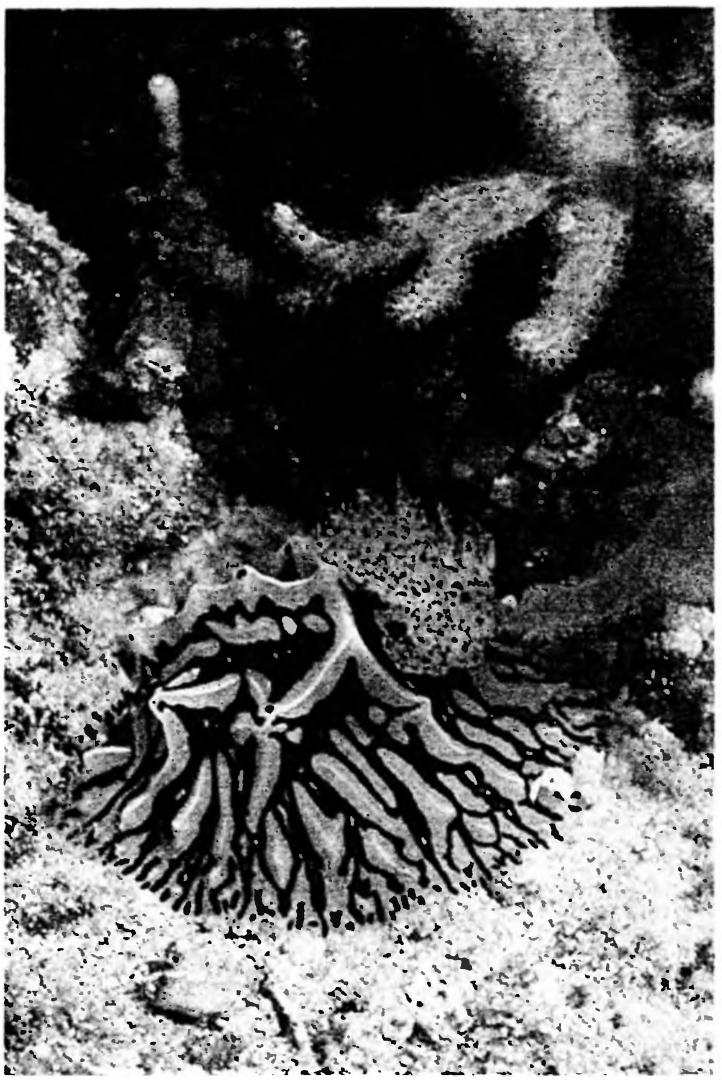
6

Таблица 19. Голожаберные моллюски коралловых рифов



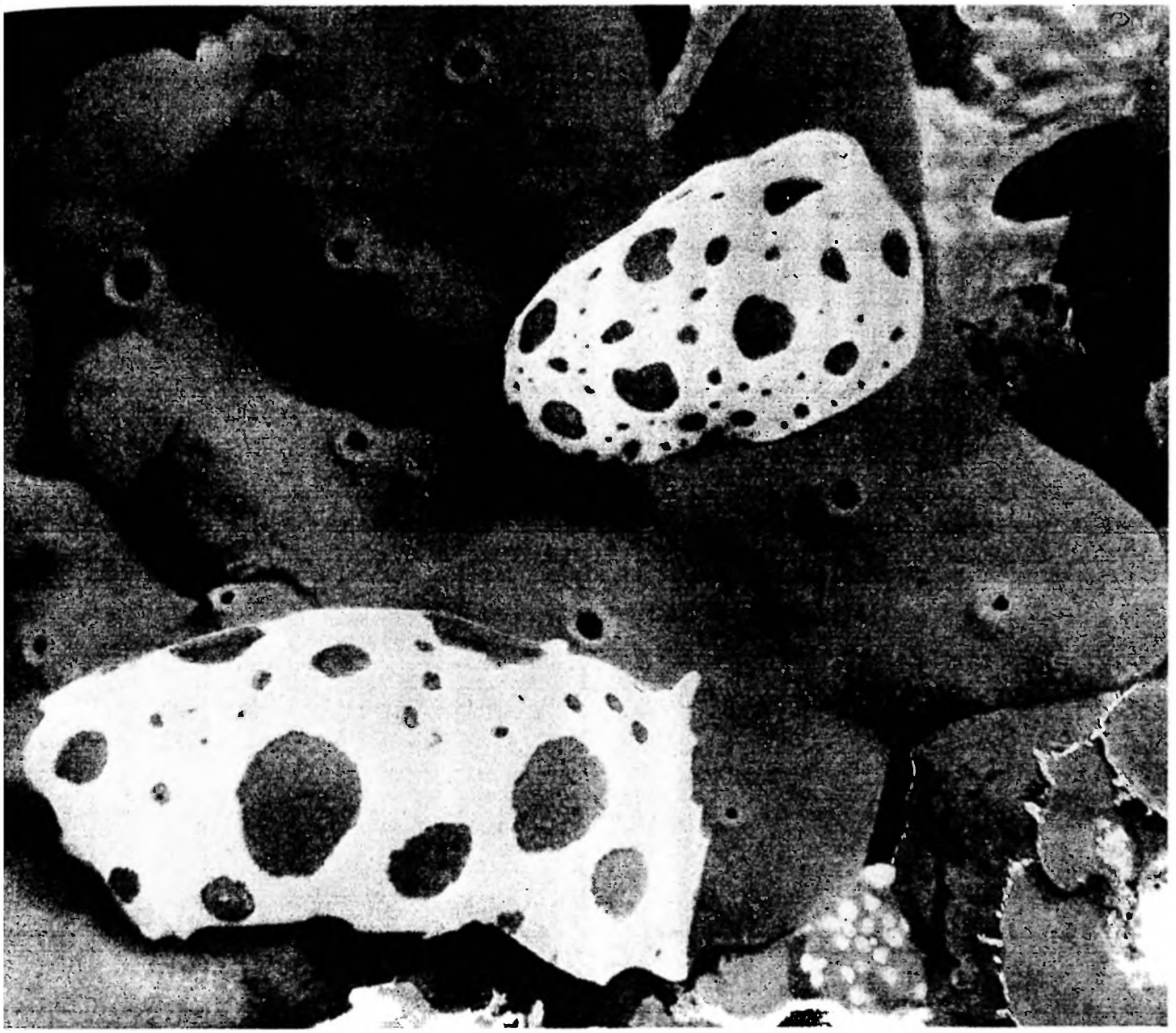
1

2



3

Таблица 11. Покровительственная окраска у голожаберных моллюсков



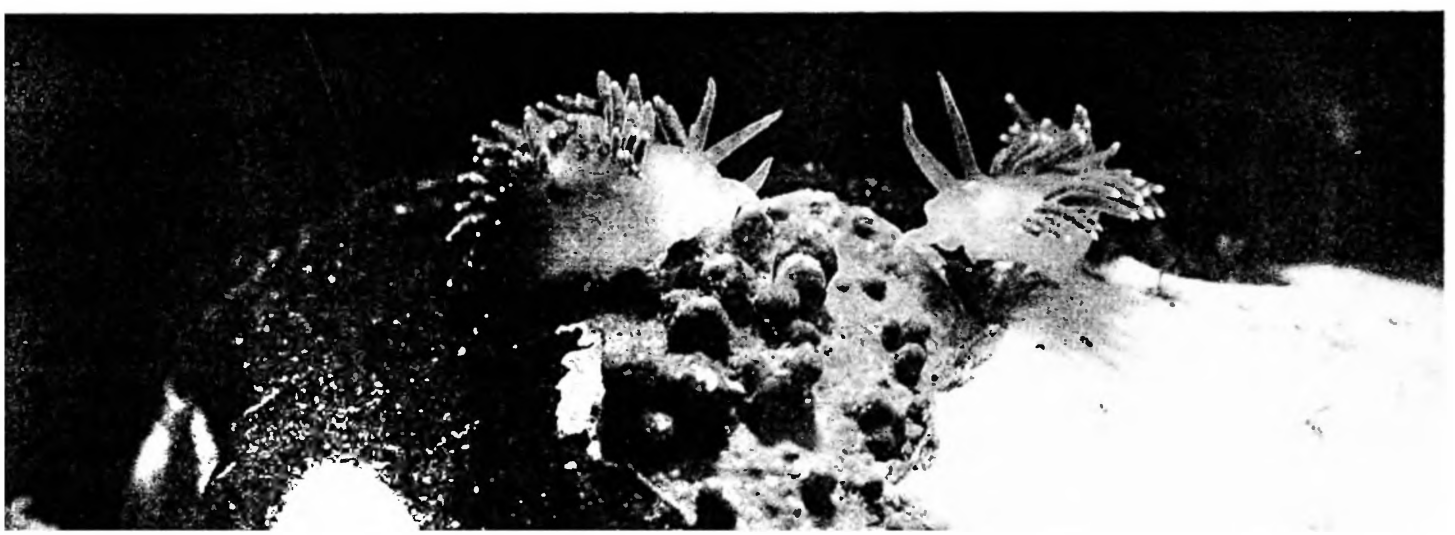


Таблица 12. Наземные моллюски

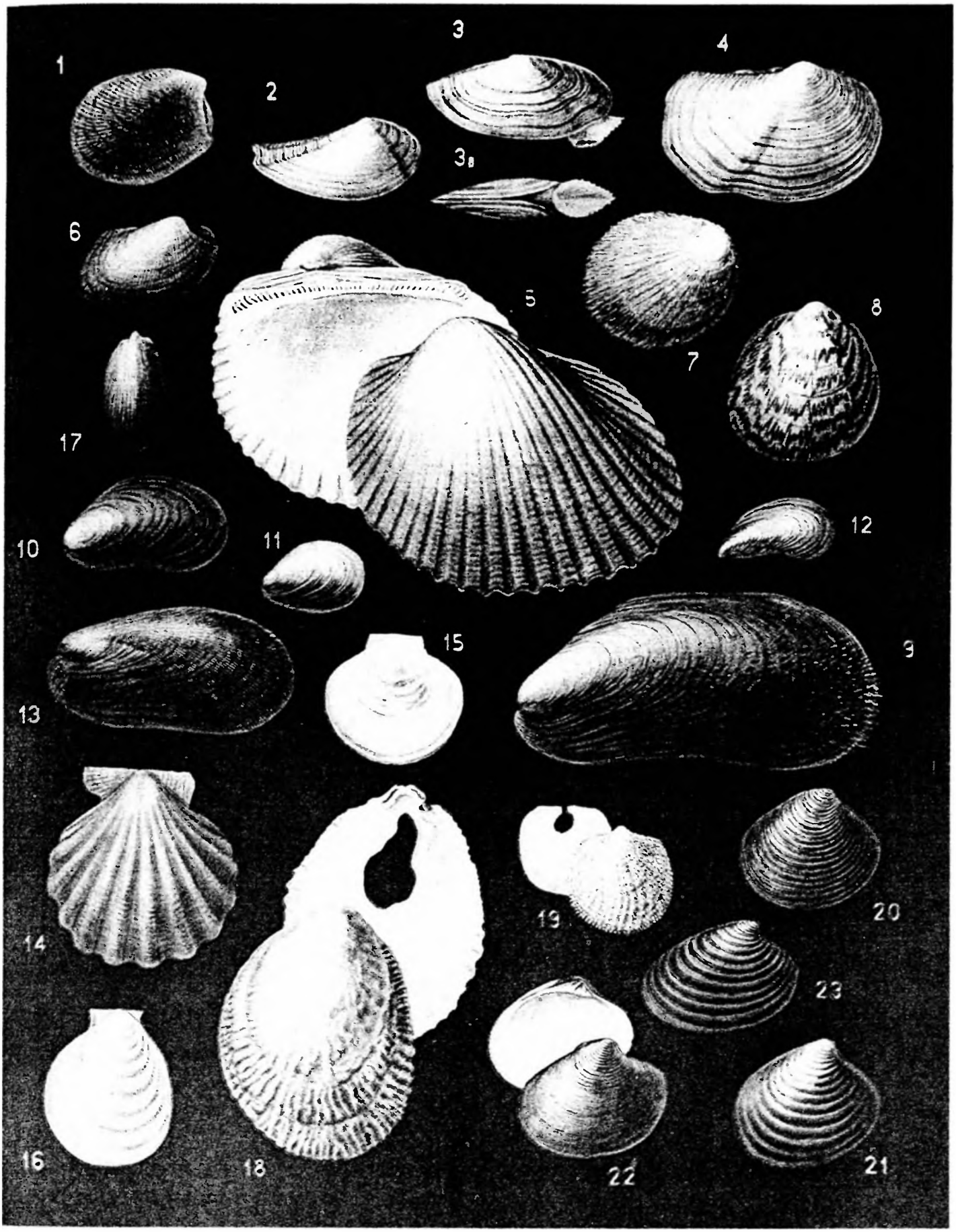

1
2
3
3в
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23

Таблица 14. Морские двустворчатые моллюски из надотряда настоящих пластинчатожаберных

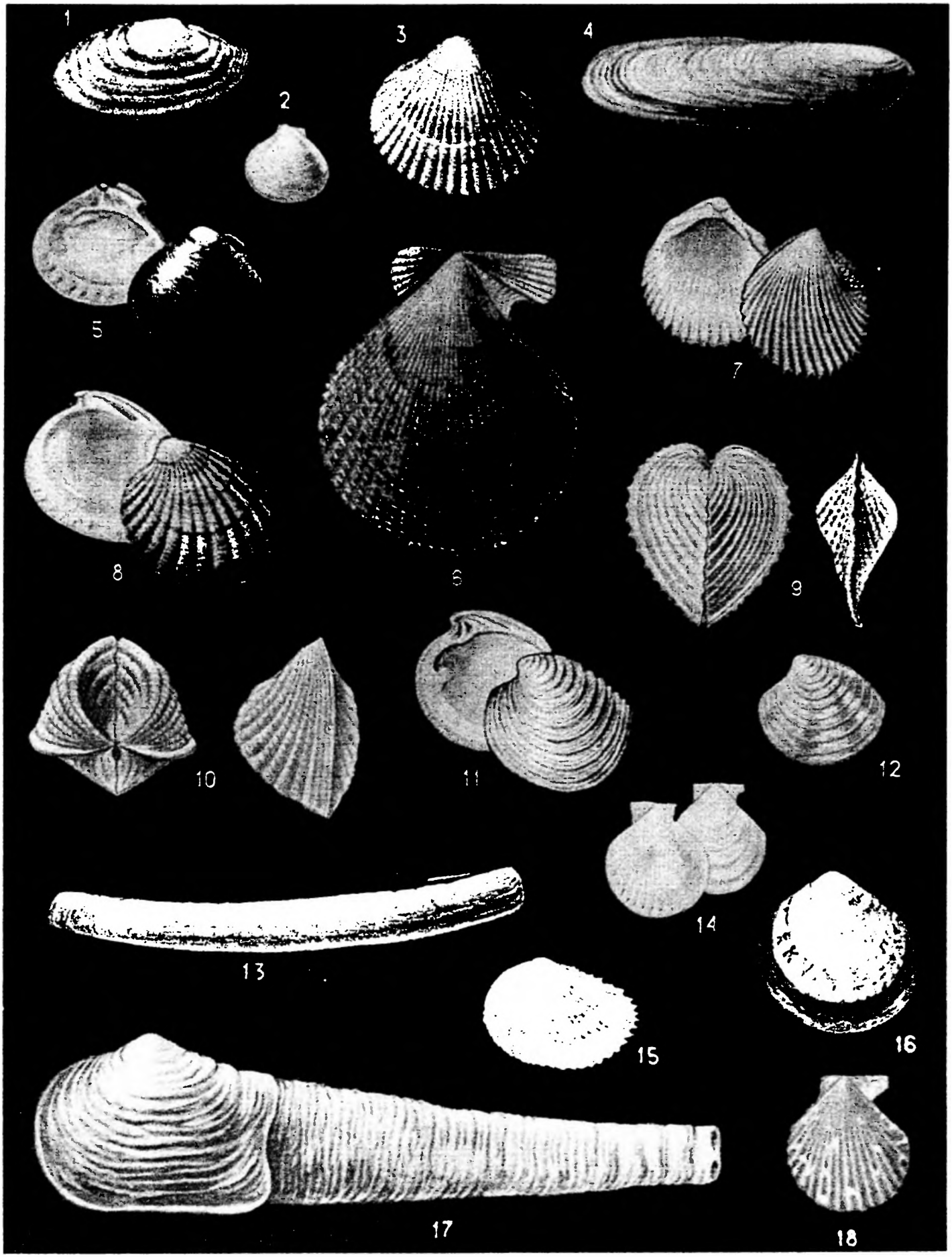


Таблица 15. Двустворчатые моллюски морей СССР из надотряда настоящих пластинчатожаберных

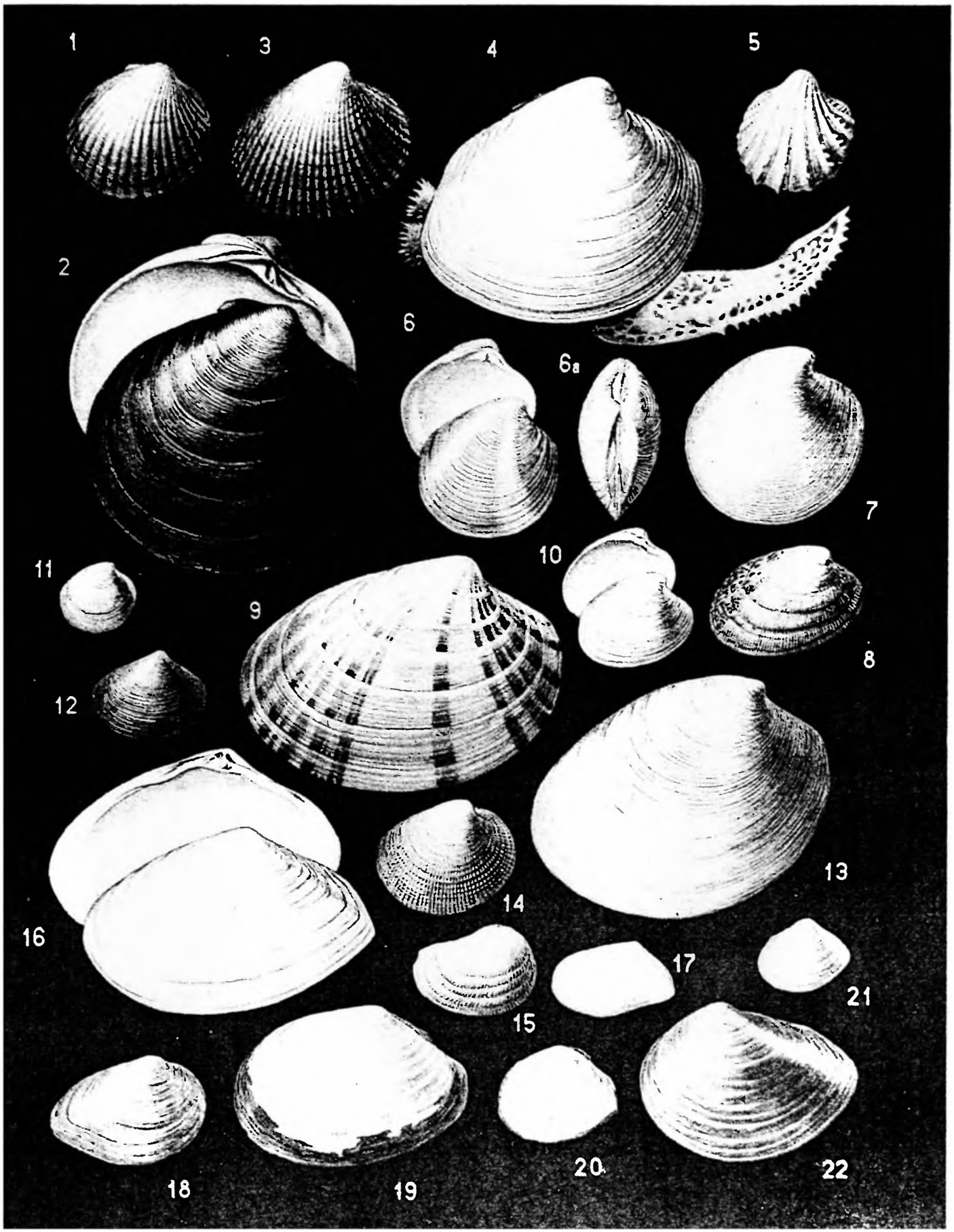
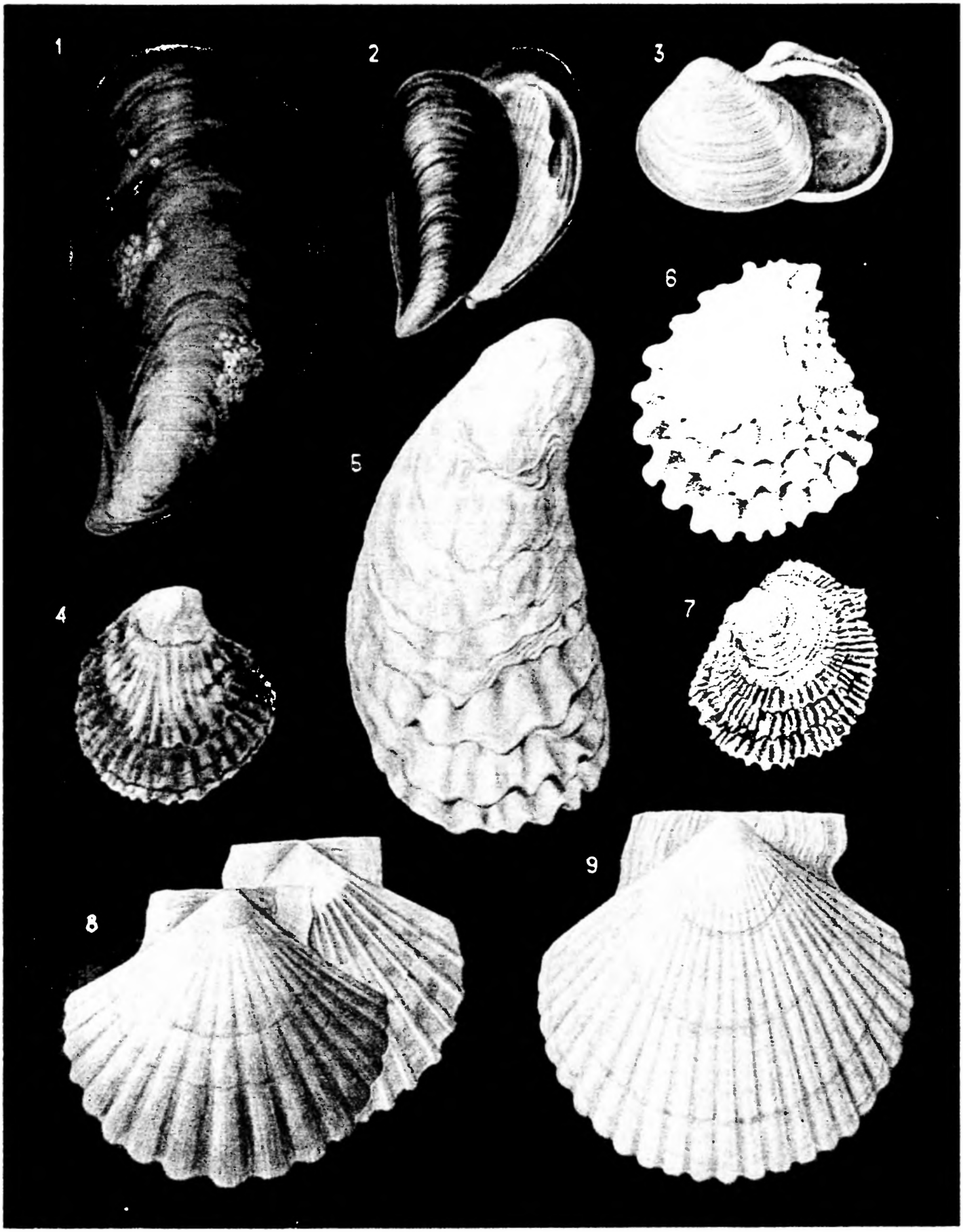


Таблица 16. Морские промысловые двустворчатые моллюски



головоногих. Спрос на головоногих моллюсков традиционно высок, и чтобы удовлетворить его, Япония ловит их в своих прибрежных водах, ведет промысел в открытом океане и посылает корабли во все части света на поиски новых районов, богатых этими ценными животными.

Головоногие моллюски в Японии — один из самых популярных продуктов питания. Ни один праздник — будь то свадьба, религиозное или семейное торжество, не обходится без блюд из кальмаров. Для их приготовления существуют сотни рецептов. Японцы очень требовательны к качеству продукта. Поэтому они предпочитают кальмаров, пойманных на особую удочку, или джиггер, моллюскам, добытым тралами, так как в последнем случае кожа их повреждается и появляется нежелательный привкус. Одни виды кальмаров, например тихоокеанский кальмар (surume-ika), летающий кальмар (aka-ika), новозеландский кальмар и некоторые другие, пользуются у японцев неизменной популярностью, другие же ценятся меньше.

В прежние времена головоногих моллюсков японские рыбаки ловили в прибрежных водах. На промысел выходили сотни лодок и маленьких суденышек — «москитный флот». Лов велся на «поддев» с помощью специальной кальмароловной снасти — джиггера. Теперь кальмары добываются нередко далеко в открытом океане. Промысел ведут крупнотоннажные суда, вооруженные современным оборудованием, на которых и лов кальмаров, и их разделка производятся автоматически. В Японии сейчас существует целая отрасль промышленности, обеспечивающая растущий с каждым годом крупномасштабный промысел головоногих. Японское оборудование для ловли кальмаров покупают многие страны, развивающие свой промысел.

Основная часть общего вылова головоногих добывается вертикальными ярусами и тралами. Лов вертикальными ярусами проводится ночью, с использованием искусственного света. Мощные лампы, гирляндами висящие вдоль бортов судна, создают световое поле, которое привлекает кальмаров, и они концентрируются в поверхностном слое вблизи корабля. При помощи лебедок в воду опускают ярусы, усаженные джиггерами, имеющими вид пластиковых или фарфоровых цилиндров, с одним или двумя венцами стальных безбородочных крючьев. Кальмары, привлеченные подергивающейся приманкой, хватают ее руками и насаживаются на крючья. Когда ярус поднимается на борт судна, пойманные кальмары легко соскальзывают с гладких крючьев на палубу в специально приготовленные поддоны. Джиггерами ловятся кальмары определенной величины, как правило, взрослые, и потому этот способ лова считается избирательным и более благоприятным для сохранения запасов этих ценных животных. Джиггерный лов ведется в прибрежных водах Японии, у берегов Новой Зеландии, на Патагонском шельфе, у берегов Ньюфаундленда. В тех районах шельфа и материкового склона, где головоногие моллюски образуют плотные скопления, ведется траловый лов. Современные крупнотоннажные суда в сутки могут выловить 20—30 и даже 50 т моллюсков. Таким способом ловят командорского кальмара у Северных Курильских островов, аргентинского кальмара на Патагонском шельфе, лолиго на шельфе Фолклендских (Мальвинских) островов, новозеландского кальмара в районе островов Окленд.

Кроме современных орудий лова, во многих странах, где существует местный промысел, используются различные снасти — ставные и закидные сети, удочки, ловушки.

При ловле осьминогов используется их страсть к замкнутому пространству. Еще в давние времена для этой цели в Японии использовали простые глиняные горшки, которые на длинных бечевках опускали на дно. Осьминоги охотно в них забираются и неохотно их покидают. Так же ловили и до сих пор ловят этих животных у берегов Африки, Испании и Португалии. В Италии «кувшинный перемет» называется муммареллой. Применяют его и в Индии, но вместо кувшинов ловцы подвешивают на лине по 700—900 крупных раковин морской улитки птероцеры. В Тунисе для ловли осьминогов применяют еще более эффективное орудие — глиняные дренажные трубы, которые опускают на дно. Осьминоги забираются туда не менее охотно, чем в горшки. Недавно у юго-западных берегов Австралии для изготовления ловушек стали использовать отрезки труб из хлорвинила.

В настоящее время из примерно 650 видов Cephalopoda промыслом используется около 3 десятков. Это прежде всего кальмары оммастрефиды, лолигинпды, некоторые каракатицы и обыкновенные осьминоги. В последние годы список добываемых видов расширился, в него вошли кальмар дозидикус, летающий кальмар Бартрама, командорский кальмар берритеутис и др. Современный промысел кальмаров проводится в прибрежных водах — в районах шельфа и материкового склона, т. е. используется лишь 10% акватории Мирового океана. Ресурсы открытых вод практически не освоены, если не считать промысла кальмара Бартрама, проводимого Японией в открытых водах северной части Тихого океана. Несомненно, что вылов кальмаров, осьминогов и каракатиц будет увеличиваться. Ресурсы головоногих моллюсков велики.

В последние годы были сделаны успехи в разведении осьминогов и каракатиц. Правда, эти работы находятся еще в стадии эксперимента, и головоногие пока еще не стали объектами марикультуры.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ

(ECHINODERMATA)

ОБЩИЙ ОЧЕРК

Иглокожие представляют собой самостоятельный и весьма своеобразный тип животного мира. По плану строения они совершенно не сравнимы ни с какими иными животными и благодаря особенностям организации и оригинальной форме тела, напоминающей звезду, цветок, шар, огурец и пр., издавна привлекали к себе внимание. Название «иглокожие» дано еще древними греками. В античное время уже различали среди животного мира морских звезд, голотурий и морских ежей, и история изучения этих животных связана с именами Аристотеля и Плиния. В XVIII и в начале XIX в. ими занимались такие видные ученые, как Клейн, Линней, Ламарк и Кювье. Однако большинство старых зоологов относили иглокожих либо к червям, либо к кишечнополостным.

Название *лучистые*, или *зоофиты*, сохраняется за иглокожими вплоть до 1847 г., когда Фрей и Лейкарт выделили их в самостоятельный тип, указав на значительные отличия иглокожих от лучистых, в частности от кишечнополостных животных.

Последующие работы таких ученых, как Людвиг, Агассиц, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Тиль, Безер, Фишер, Мортенсен и др., значительно расширили представление о систематике, анатомии и эмбриологии иглокожих, о родственных отношениях между отдельными представителями этого типа. И. И. Мечников, изучая развитие иглокожих, установил их родство с кишечножаберными и доказал, что ветвь иглокожих близка ветви хордовых животных. Датским ученым Мортенсеном была не только разработана система для современных и ископаемых классов иглокожих, но и дана классификация их личинок параллельно системе взрослых. Это особенно важно, так как личинки иглокожих очень своеобразны, весьма отличны от взрослых форм, ведут пелагический образ жизни и долгое время считались самостоятельными организмами.

Среди советских исследователей, особенно много сделавших для изучения иглокожих, прежде всего необходимо отметить А. М. Дьяконова и Д. М. Федотова.

За последние 20 лет значительно активизировали свои исследования палеонтологи. В американском многотомном издании «Палеонтология беспозвоночных»[1] большое внимание уделено и иглокожим. Было обнаружено много новых форм. Все это привело к пересмотру системы иглокожих.

С начала XX в. (со времени Безера) в науке прочно установилось деление иглокожих на два подтипа: *стебельчатые иглокожие* (Pelmatozoa) и *свободноживущие иглокожие* (Eleuterozoa). В типе насчитывали 13 классов. Такое деление и сейчас находит много сторонников, особенно среди эмбриологов и зоологов. После работ палеонтологов, среди которых надо прежде всего отметить работы Моора, Фелла, Убагса, Дарема, Филипа и др., все больше сторонников завоевывает система деления иглокожих на 4 подтипа: *гомалозои* (Homalozoa), *пельматозои* (Pelmatozoa), *эхинозои* (Echinozoa) и *астерозои* (Asterozoa), включающих более 20 классов[2].

Иглокожие появились на Земле давно, свыше 580 млн. лет назад. Обладание известковым скелетом способствовало довольно хорошему сохранению их в ископаемом состоянии. Остатки этих животных находят уже в отложениях раннего кембрия. Древние иглокожие достигали в палеозойскую эру значительного разнообразия форм. Здесь имелись представители 22 классов всех 4 подтипов. Наиболее древние и примитивные классы относились к подтипу гомалозой: ктеноцистоидеи (Ctenocystoidea), гомостелии (Homostelea), стилофоры (Stylophora) и гомоиостелии (Homoiostelea). Они имели мешковидное сдавленное тело, лишенное радиальной симметрии (рис. 115), и обладали рядом признаков, сближающих их с низшими хордовыми. Гомалозои сильно обособлены от остальных иглокожих, они появились в кембрии и исчезли в девоне. Характерные же черты типа иглокожих получают развитие у представителей подтипов пельматозой, эхинозой и астерозой.

[1] «Treatise on Invertebrate Paleontology. Echinodermata», 1966, 1967, 1978.

[2] Эта система вызывает много замечаний и требует доработки.

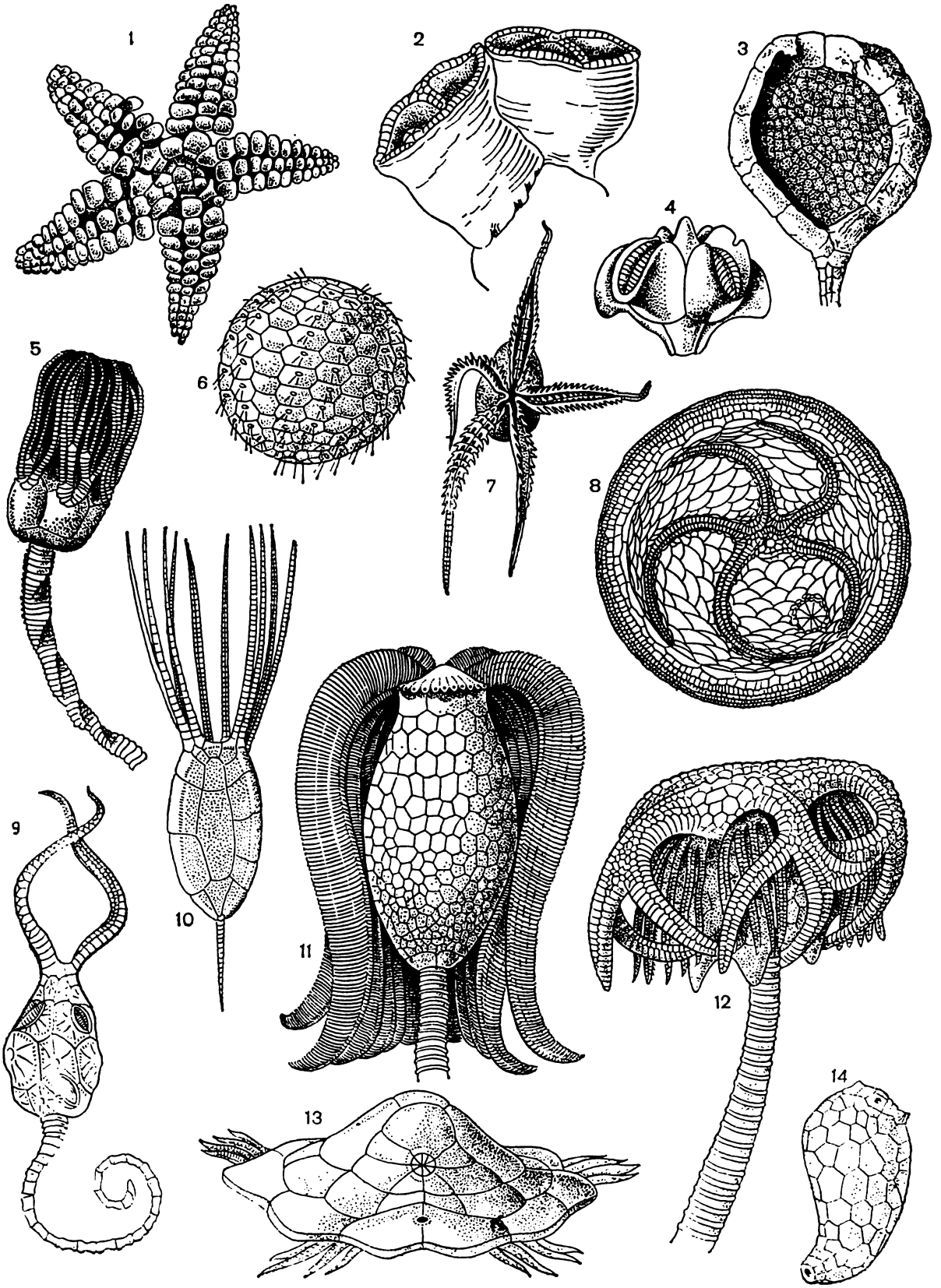


Рис. 115. Ископаемые иглокожие:

1 — Macroraster matutinus (средний ордовик); *2* — Cyatocystis plautinae (средний ордовик); *3* — Trochocystites bohemicus (кембрий); *4* — Anthoblastus brouweri (пермь); *5* — Platycrinus symmetricus (карбон); *6* — Bothriocidaris pahleni (верхний ордовик); *7* — Bundenbachia beneckei (нижний девон); *8* — Lepidodiscus ephraemovianus (девон); *9* — Pleurocystis filitextus (средний ордовик); *10* — Rhipidiocystis baltica (нижний ордовик); *11* — Amphoracrocrinus amphora (карбон); *12* — Gilbertsocrinus tuberosus (карбон); *13* — Volchovia volborthi (нижний ордовик); *14* — Aristocystites bohemicus (средний ордовик).

Среди 7 классов пельматозой наиболее древними были эокринонден (Eocrinoidea), известные с кембрия до силура (рис. 115). От них, вероятно, произошли известные с ордовика классы ромбифер (Rombifera), диплопорит (Diploporita)[1], бластоидей (Blastoidea), парабластоидей (Parablastoidea) и паракринонден (Paracrinoidea). В связи с прикреплением к субстрату у них развилась радиальная симметрия, причем можно было наблюдать появление пятилучевой симметрии. Они господствовали в морях 500—400 млн. лет назад, ромбиферы и диплопориты исчезли в девоне, а бластоидеи — в перми.

Среди всех пельматозой только виды класса морских лилий (Crinoidea) встречаются в современной фауне. Вымершие морские лилии, представленные в ордовике, силуре, девоне и карбоне (согласно Фишеру, 5 тыс. видов), почти полностью вымерли к концу палеозоя. Однако в начале мезозоя, приблизительно 200—180 млн. лет назад, появилась новая группа морских лилий — подкласс артикулят (Articulata), представители которого не только сохранились до наших дней, но и достигают большого расцвета в настоящее время.

Эволюция древних классов подтипа эхинозой тоже прошла в палеозое, и до нашего времени дошло лишь 2 класса из 8, отнесенных к этому подтипу. Среди вымерших классов эхинозой наиболее древними были раннекембрийские камптостроматонден (Camptostromatoidea) и геликоплакоиден (Helicoplacoidea). Последние имели веретеновидный, сплющившийся и расширявшийся панцирь со спирально расположенными складками, рот и аникальное поле, помещавшиеся на противоположных полюсах.

Существовавшие с кембрия до перми эдриоастероиден (Edrioasteroidea) уже обладали пятилучевой симметрией (рис. 115). Они располагались на субстрате ртом кверху. Большинство из них прирастало к субстрату широкой поверхностью тела, и только очень немногие имели стебелек или вообще не были прикреплены. Ранее их включали в подтип пельматозой и считали возможными предками морских звезд. Последнее время палеонтологи, учитывая предположения Фелла, выводят их из общего эхинозойного ствола. От них, возможно, произошли эдриобластоиден (Edrioblastoidea) и циклоцистоиден (Cyclocystoidea), известные из ордовика.

Офиоцистоиден (Ophiocistioidea), которых найдено около 10 видов, появились в ордовике и в карбоне исчезли. Тело их имело дисковидную или шаровидную форму, было лишено выступающих лучей и сплошь покрыто пластинками. Рот помещался в центре стороны, обращенной к субстрату, и был снабжен крепкими подвижными челюстями. Происхождение офиоцистоидей не ясно, но они обнаруживают некоторое сходство с морскими ежами.

Из всех классов эхинозой только морские ежи (Echinoidea) и голотурии (Holothurioidea), возникшие в ордовике свыше 450 млн. лет назад, встречаются и в современной фауне. Самыми древними морскими ежами были представители небольшого отряда ботриоцидароид (Bothriocidaroida), которые вымерли в верхнем ордовике, не оставив потомства. Наиболее многочисленной среди палеозойских морских ежей была группа отряда лепидоцентроид (Lepidocentroida), достигшая расцвета в карбоне и вымершая в перми. С лепидоцентроидами очень сходны современные ежи семейства эхинотурнид, правда, найденные в ископаемом состоянии только с юры. Почти все остальные современные ежи начинают эволюцию тоже с юры, но виды отряда цидароид (Cidaroida) появились значительно раньше, уже в девоне. Расцвет их приходится на мезозой, а в современной фауне они представлены относительно небольшим числом видов.

Геологическая история голотурий известна мало вследствие отсутствия у них сплошного скелета. Однако это древняя группа, так как спикулы (склериты) вымерших голотурий известны из среднего ордовика. Вполне возможно, что это были животные с удлиненной формой тела, с кожистыми покровами, без сплошного наружного скелета.

Последний подтип — астерозои — представляет собой наиболее компактную группу. Происхождение его остается неясным, но все 3 класса подтипа — сомастероиден (Somasteroidea), морские звезды (Asteroidea) и офиуры (Ophiuroidea) — известны с ордовика и имеют много общего. Все они звездообразной формы, и многие видят в сомастероидеях (с их легким, подвижным скелетом) предков морских звезд и офиур. Вымершие морские звезды имели грубый, прочный скелет, состоявший из отдельных пластинок. В ископаемом состоянии обнаружено около 300 видов. В конце мезозоя отмечен некоторый подъем в их развитии, и сейчас это процветающий класс.

Древние офиуры обладали рядом признаков, сближающих их с морскими звездами. Они имели открытую амбулакральную борозду и не имели характерных черт настоящих офиур. Среди них встречались виды, которые были гигантами даже по сравнению с позднейшими типичными офиурами. Такие офиуроподобные формы вымерли в верхнем карбоне, где возрастает число видов настоящих офиур, но заметная их эволюция начинается в мезозое и продолжается вплоть до настоящего времени. В современных морях офиуры наиболее многочисленны по числу видов среди всех иглокожих.

[1] В некоторых сводках ромбиферы и диплопориты рассматриваются в качестве отрядов или подклассов класса цистоидей (Cystoidea).

Вымерших иглокожих обнаружено свыше 13 000 видов, а ныне живущих насчитывается немногим более 6000 видов.

Среди современных иглокожих (табл. 28—43) различают 5 классов:

Морские лилии (Crinoidea). К этому классу относятся животные, напоминающие цветы, лучи ветвятся, рот и анальное отверстие расположены на стороне, обращенной вверх.

Морские кубышки, или *Голотурии* (Holothurioidea). Животные, относящиеся к этому классу, имеют тело мешковидной или червеобразной формы, рот и анальное отверстие почти всегда лежат на разных концах тела.

Морские ежи (Echinoidea). К этому классу относятся животные, форма тела которых почти шарообразна, рот и анальное отверстие находятся на разных сторонах.

Морские звезды (Asteroidea). Животные этого класса имеют звездообразное (пяти- или многолучевое) тело, рот находится в центре нижней стороны, обращенной к субстрату, анальное отверстие — на противоположной стороне.

Офиуры, или *Змеехвостки* (Ophiuroidea). К этому классу относятся животные, очень похожие на морских звезд, но с лучами, резко обособленными от диска, анальное отверстие отсутствует.

Размеры тела иглокожих обычно колеблются в пределах от 5 до 50 см, но имеются виды, длина которых не превышает нескольких миллиметров, а у других, наоборот, может доходить до 5 м.

Известные нам классы иглокожих очень своеобразны и весьма отличаются друг от друга, но, несмотря на большое многообразие форм, они имеют целый ряд признаков, свойственных только этим животным, которые указывают как на общность происхождения всей группы, так и на своеобразный путь ее эволюции. Действительно, лишь иглокожие обладают особой водоносной (амбулакральной) системой, состоящей из серии тонкостенных каналов, наполненных жидкостью, имеют лучистый план строения, обычно кратный 5, и сильно развитый скелет, который по происхождению, в отличие от скелетов других беспозвоночных животных, является внутренним.

Амбулакральная система у большинства форм служит для движения, осязания, а у морских лилий, офиур и некоторых ежей выполняет дыхательную функцию. Она в наиболее типичном случае состоит из кольцевого канала, окружающего ротовое отверстие с внутренней стороны, и 5 радиальных каналов (рис. 116), отходящих от кольцевого и заканчивающихся слепо или небольшим чувствительным отростком. Радиальные каналы, проходя по внутренней стороне луча, дают попарно боковые веточки к ножкам, которые называются амбулакральными. Амбулакральные ножки представляют собой тонкие цилиндрические, очень растяжимые трубочки, обычно снабженные на конце присоской, реже лишенные ее. У основания каждой ножки находится тонкостенный пузырек, или ампула. Между радиальными каналами (интеррадиально) от кольцевого канала отходят тонкостенные, сильно растяжимые, часто очень больших размеров мешки — полиевы пузыри, служащие резервуарами жидкости амбулакральной системы. Число полиевых пузырей сильно варьирует, иногда их бывает несколько даже в одном интеррадиальном промежутке, у некоторых форм они вообще могут отсутствовать. Межрадиально с кольцевым каналом соединяется непарный каменистый канал, названный так за твердость своих обызвествленных стенок. Каменистый канал соединяется с лежащей у большинства форм на поверхности тела особой мадрепоровой пластинкой, или мадрепоритом. Мадрепоровая пластинка пронизана мельчайшими отверстиями — порами, через которые в амбулакральную систему поступает морская вода.

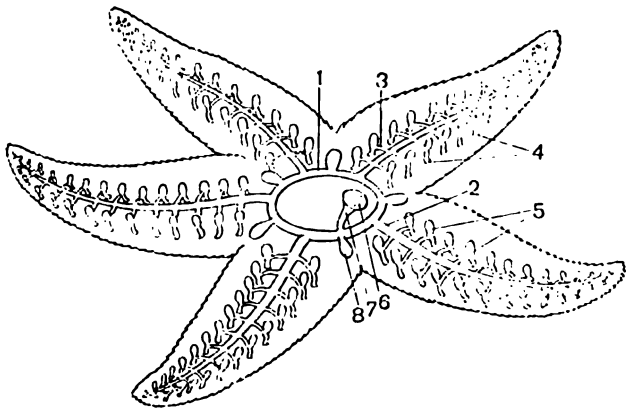


Рис. 116. Схема строения амбулакральной системы морской звезды:

1 — кольцевой канал; *2* — радиальный канал; *3* — боковые ветви радиального канала; *4* — амбулакральные ножки; *5* — ампулы амбулакральных ножек; *6* — мадрепоровая пластинка; *7* — каменистый канал; *8* — полиевы пузыри.

Детали строения и функции амбулакральной системы могут претерпевать ряд изменений как у различных классов, так и в пределах одного класса, отряда и даже семейства иглокожих. Так, у части голотурий радиальные каналы укорачиваются до коротких обрубков или вообще исчезают. У некоторых морских звезд, офиур и голотурий бывает несколько каменистых каналов и несколько мадрепоровых пластинок, причем у большинства голотурий каменистый канал теряет сообщение с наружной средой и вместе с мадрепоритом свисает в полость тела. У морских звезд, ежей и представителей одного отряда офиур кольцевой канал имеет особые гроздевидные или мешковидные придатки, состоящие из слепых простых или разветвленных трубочек. Это тидемановы тельца,

назначение которых точно не установлено, но предполагают, что в них образуются целомоциты, играющие важную роль в очищении целомической жидкости и амбулакральной системы. Особенно большие изменения в строении и функции претерпевают амбулакральные ножки. Например, у морских лилий они лишены ампул, присасывательных дисков, остроконечны, никогда не служат органами движения, а выполняют чувствительную и дыхательную функции. Две пары ножек, расположенные около рта, превращаются в ротовые щупальца, помогающие при захвате пищи. У многих голотурий у одного и того же экземпляра встречаются как двигательные ножки, снабженные присосками, так и ножки, лишенные присосок, превращенные в сосочки и выполняющие уже другие функции, а у представителей двух отрядов голотурий ножки редуцируются. Ротовые щупальца голотурий представляют собой видоизмененные ножки. Среди морских ежей встречаются виды с разнообразными по форме и функции амбулакральными ножками. У них бывают наряду с двигательными ножками конические, розеткообразные, кистевидные ножки, которые несут уже иные функции.

Несмотря на такое изменение ножек, основное их значение у морских звезд, большинства голотурий и ежей — передвижение по дну морей. В этом случае жидкость амбулакральной системы гонится из кольцевого канала в радиальные, откуда по боковым ветвям поступает в ампулы ножек. Благодаря сокращению мышц жидкость из ампул перегоняется в ножки, которые от этого сильно вытягиваются, и подошвы ножек соприкасаются с субстратом. От этого соприкосновения сокращаются мышцы подошвы (присоски), последняя вдавливается, и между подошвой и субстратом образуется разреженное пространство, обусловливающее прикрепление ножки к субстрату. Прикрепление ножек к субстрату благодаря давлению воздуха и воды и действию клейкой слизи, выделяемой железистыми клетками присоски, столь прочно, что часто при попытке оторвать прикрепившееся животное его ножки обрываются и остаются связанными с субстратом. Последующее сокращение прикрепившихся ножек подтягивает тело животного, а жидкость из сократившейся ножки вновь поступает в расслабленную к этому времени ампулу. Клапаны, находящиеся в ампулах, регулируют наполнение их жидкостью.

Другой характерной чертой иглокожих является лучевая симметрия их тела. Число лучей обычно кратно 5. Тело иглокожих поделено на 10 частей (секторов). Сектора, в которых расположены амбулакральные ножки и радиальные каналы амбулакральной системы, называются амбулакрами или радиусами. Они чередуются с межрадиальными секторами, которые называются интеррадиусами или интерамбулакрами. У разных классов иглокожих радиусы и интеррадиусы выражены различно. У одних они слиты с общим телом животного (голотурии и морские ежи), у других радиусы могут сильно вытягиваться, образуя подвижные или неподвижные лучи, иногда называемые руками. В таких случаях животные приобретают звездообразную форму (звезды, офиуры). Иногда лучи древовидно разветвляются, как у ветвящихся офиур, или становятся перистыми, как у морских лилий. У звездообразных форм число лучей тоже может меняться от 5 до 16 и даже до 50. Изредка среди обычных пятилучевых форм могут попадаться четырех- и шестилучевые экземпляры.

Не менее характерной чертой типа иглокожих, наряду с амбулакральной системой и лучистым планом строения, является наличие у них известкового скелета, заложенного в соединительнотканном слое кожи. Кожа иглокожих состоит из однослойного покровного эпителия, толстого слоя кутиса, или собственно кожи, и слоя ресничного эпителия, ограничивающего вторичную полость тела, или целом. Наружный покровный эпителий у большинства форм (исключение составляют голотурии) снабжен ресничками, расположенными неравномерно. Действие этих ресничек вызывает возникновение на поверхности тела животного токов воды, идущих в определенных направлениях и служащих для подачи пищи, для дыхания и очищения тела от грязи. В наружном эпителии кожи имеется большое количество железистых клеток, выделяющих слизистый, клейкий или ядовитый секрет, а у некоторых видов встречаются железистые клетки, секрет которых вызывает свечение организмов. Здесь также находятся скопления пигментных клеток, придающих иглокожим удивительно красивую и яркую окраску. Кутис, подстилающий наружный эпителий, состоит из соединительной ткани, в которой можно различить три слоя. В нижнем, внутреннем, слое кутиса располагаются мышцы, сильно развитые у голотурий, у которых они входят в состав кожно-мускульного мешка, и значительно редуцированные у морских лилий, ежей и большинства офиур в связи с развитием у них прочного скелета. В наружном слое кутиса, под эпителием, образуются скелетные элементы, поэтому по своему происхождению из мезодермального слоя они скорее соответствуют покровным костям позвоночных животных, чем раковине улиток.

Для построения скелета иглокожие используют карбонат кальция, растворенный в морской воде. По происхождению скелет всех иглокожих является внутренним и возникает в виде мелкого, едва заметного под микроскопом зернышка карбоната кальция внутри клеток соединительной ткани. Это зернышко растет, приобретает трехлучевую

форму, выпадает из давшей ему начало клетки и становится межклеточным известковым тельцем. При дальнейшем развитии лучи известкового тельца начинают ветвиться, соседние ветви соединяются друг с другом, замыкая отверстия и образуя мелкие продырявленные пластиночки. Более крупные пластинки скелета формируются путем слияния краев многих мелких пластиночек, поэтому они всегда имеют губчатую структуру. Форма образующихся скелетных элементов специфична и передается по наследству. Она зависит от той роли, которую скелетные элементы выполняют в организме. Хотя форма скелетных элементов иглокожих весьма разнообразна, но всем им присущи оптические и кристаллографические свойства одного кристалла известкового шпата. Поэтому, подобно последнему, каждый скелетный элемент иглокожего обладает двояким лучепреломлением. Однако скелетные элементы иглокожих не являются просто кристаллами известкового шпата, так как у них плотность и показатель преломления меньше, чем у кристаллов известкового шпата. Это биокристаллы, которые возникают в плазме клеток, главным образом из кальцита, с незначительным добавлением органической массы. Поэтому биокристаллы не ограничены плоскостями кристалла, а форма их определяется деятельностью внутриклеточной образовательной плазмы.

Известковый скелет иглокожих может быть развит слабо и состоять из отдельных очень маленьких пластинок чрезвычайно разнообразной формы, что и наблюдается почти у всех голотурий, а также в амбулакральных ножках морских ежей, либо достигать мощного развития (все остальные классы иглокожих). В последнем случае он состоит из хорошо заметных пластинок, которые могут скрепляться неподвижно друг с другом наподобие плотной скорлупы, либо образовывать более или менее рыхлую или плотную сеть, либо соединяться друг с другом подобно позвонкам. Пластинки скелета довольно часто несут на поверхности разнообразные иглы (отсюда и название типа), бугры, мелкие гранулы или особые хватательные органы — педицеллярии.

Среди скелетных элементов, пожалуй, самыми примечательными являются педицеллярии. Они встречаются у морских звезд и морских ежей иногда в очень большом количестве и представляют собой видоизмененные иглы. Часто педицеллярии достигают такой сложности, что трудно бывает себе представить их происхождение от самой обычной иглы скелетной пластинки. Так, у морских звезд, наряду с самыми простыми педицеллариями, сидящими непосредственно на теле животного и представляющими собой 2 иглы, наклоненные друг к другу, либо две (двустворчатые педицеллярии) или несколько створок, часто расположенных в ряд (гребенчатые педицеллярии), встречаются педицеллярии с более удлиненными, очень подвижными створками, снабженными зубцами, выростами и сидящими на особом основании. Такие педицеллярии часто образуют пучки или валики вокруг игл и могут прикрепляться к телу животного при помощи мягкой шейки или стерженька. Они очень подвижны, снабжены мышцами, захлопывающими и раскрывающими створки. Основная функция таких педицеллярий — очистка кожных покровов от посторонних частиц, защита мягких частей звезд от повреждений различными мелкими животными. Часто педицеллярии служат и для захвата добычи. У морских ежей педицеллярия верхней стороны панциря, схватив мелкое животное, передает его соседней педицеллярии, та — следующей, и так по всему панцирю вплоть до рта. Иногда педицеллярии используются как органы нападения или защиты и тогда бывают снабжены ядовитой железой. Ядовитые педицеллярии встречаются у морских ежей вместе с другими типами педицеллярий, получившими дальнейшее развитие и усложнение организации по сравнению с педицеллариями морских звезд.

Скелетные пластинки иглокожих очень часто имеют лучевое расположение. Радиальное строение у иглокожих проявляется не только во внешних формах или в размещении пластинок скелета, но и в расположении внутренних органов. Так, нервная и кровеносная системы иглокожих, подобно рассмотренной выше амбулакральной системе, построены по радиальному типу и имеют сходное с ней расположение.

Нервная система иглокожих довольно примитивна, состоит из трех отделов, два из которых, называемые гипоневральной и апикальной системами, являются преимущественно двигательными. Они развиты весьма различно и подчас очень слабо в разных классах данного типа животных, тогда как третий, чувствительный отдел (эктоневральная система) постоянен и хорошо развит у всех иглокожих. Каждый из названных отделов нервной системы состоит из нервного кольца и отходящих от него радиальных нервных стволов, число которых соответствует числу амбулакров (рис. 117). Кольцо и нервные стволы состоят из нервных клеток и нервных волокон и представляют собой нервные центры, воспринимающие и проводящие раздражения. Наиболее поверхностно на ротовой стороне животного расположен чувствительный (эктоневральный) отдел нервной системы, залегающий у морских лилий и морских звезд непосредственно в наружном эпителии амбулакральных желобков, а у офиур, морских ежей и голотурий — в эпиневральных каналах, образованных погружением стенок амбулакральных желобков внутрь и замыканием их в трубки. Первное кольцо эктоневральной системы окружает глотку или пищевод, а радиальные стволы

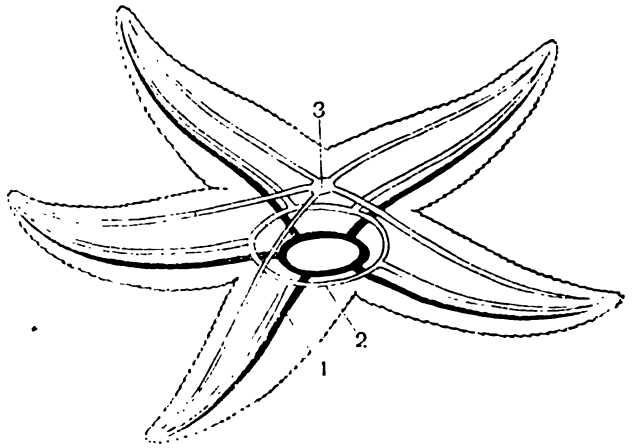
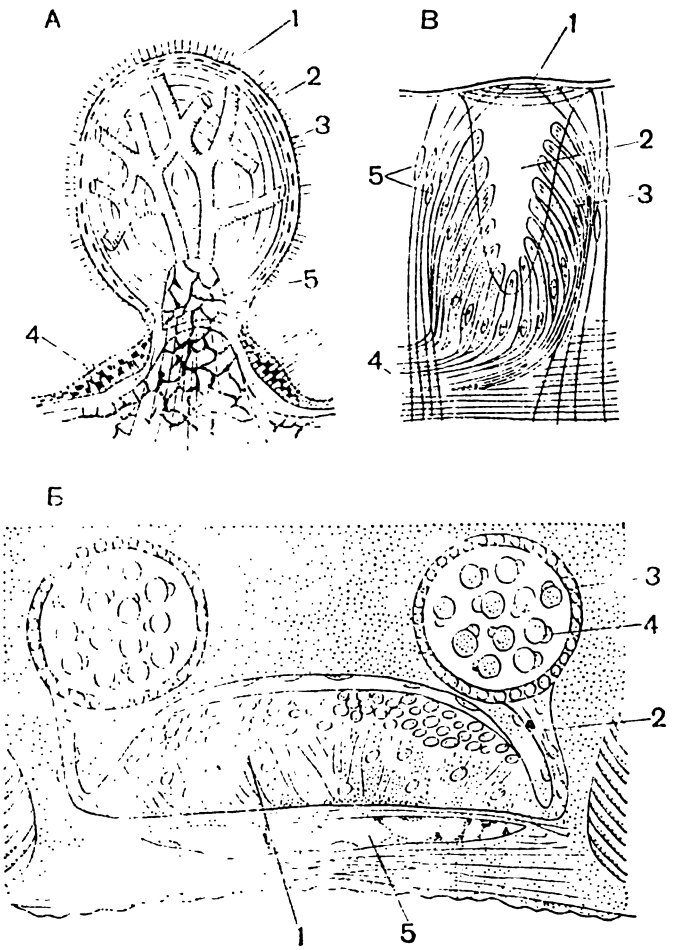


Рис. 117. Схема нервной системы морской звезды:
1 — эктоневральный, *2* — гипоневральный и *3* — апикальный отделы.

Рис. 118. Схемы строения органов чувств иглокожих.
А — сферидий морского ежа (в разрезе): *1* — ресничный эпителий; *2* — известковое тело сферидия; *3* — система каналов; *4* — чувствительные клетки; *5* — стебелек сферидия, сочлененный с бугорком панциря.
Б — отоцист из голотурии (в поперечном разрезе): *1* — радиальный нерв; *2* — нерв отоциста; *3* — отоцист; *4* — отолиты; *5* — радиальный канал водоносной системы.
В — глазок морской звезды (продольный разрез): *1* — линза; *2* — глазная ямка; *3* — чувствительные клетки; *4* — нервные волокна; *5* — опорные клетки.



у большинства форм доходят до конца амбулакров, повторяя сложные разветвления лучей и посылая веточки к различным органам. Глубже эктоневральной системы расположен второй, двигательный отдел нервной системы — гипоневральная система. Между эктоневральной и гипоневральной системами находится тонкий слой соединительной ткани. У голотурий эктоневральная и гипоневральная системы так тесно примыкают друг к другу, что долгое время их даже не различали. Наиболее значительно гипоневральный отдел нервной системы развит у морских лилий и офиур в связи с усиленной подвижностью лучей, причем у офиур радиальные нервы образуют ганглиозные утолщения, посылающие нервы к мышцам позвонков лучей. Третий отдел — апикальная система — расположен на стороне, противоположной ротовой, и связан с эпителием полости тела. Апикальная система отсутствует у голотурий, слабо развита у морских звезд, морских ежей, офиур и только у морских лилий получила достаточное развитие. У морских лилий она ведает движением лучей.

Благодаря такому строению нервной системы, когда преобладающее развитие получает эктоневральный отдел, многие иглокожие становятся весьма чувствительными к внешним раздражениям, хотя органы чувств у них в целом развиты слабо. Многочисленные чувствительные клетки, одиночные или собранные в группы, имеющиеся на амбулакральных ножках морских звезд, офиур, морских ежей и голотурий, на коже рук морских лилий, на ротовых щупальцах и т. д., служат органами осязания. Специальные органы зрения встречаются сравнительно у немногих иглокожих, хотя все эти животные обладают значительной светочувствительностью. Наиболее развитые глаза, построенные по типу глазных ямок (рис. 118), имеются у большинства морских звезд. Они расположены на конце каждого луча у основания концевого щупальца радиального канала водоносной системы. Более слабо развитые глаза встречаются в передней части тела некоторых голотурий. Такие глаза определяют лишь степень яркости, но не различают отдельных предметов. Пигментные пятна морских ежей, расположенные, подобно глазкам морских звезд, над концами радиальных каналов водоносной системы, тоже весьма чувствительны к свету и могут рассматриваться как редуцированные глаза. Несмотря на то что световое раздражение проводится главным образом через глаза, удаление их не лишает животное светочувствительности. Так, весьма обычная у нас в Белом море морская звезда Asterias rubens с отрезанными вместе с глазками кончиками лучей продолжает уползать от очень яркого света и очень сильной темноты. Да и остальные иглокожие, например офиуры, у которых нет органов зрения, тем не менее реагируют на изменение освещенно-

сти, так как вся кожа животных этого типа обладает диффузной восприимчивостью к свету.

Чувства обоняния и вкуса у иглокожих развиты хорошо. Они могут воспринимать вкусовые раздражения даже на значительных расстояниях, хотя органы обоняния и вкуса у них развиты слабо и представлены многочисленными чувствительными клетками, расположенными на амбулакральных ножках, щупальцах офиур и голотурий, ротовых ножках некоторых морских ежей. Некоторые зоологи считают органами вкуса также небольшие, едва заметные глазу образования — сферидии, встречающиеся почти у всех морских ежей. Однако в последнее время большинство исследователей принимают их за органы равновесия. Они обычно расположены близко ко рту на середине амбулакров и состоят из плотного, сильно преломляющего свет вещества, покрытого ресничным эпителием. Сферидии (рис. 118) соединены с панцирем коротким стебельком, в основании которого находятся чувствительные клетки и сплетения нервов.

Статическими органами, позволяющими животному определять, где верх и где низ, являются отоцисты (рис. 118), встречающиеся у представителей двух семейств голотурий, которые живут на больших глубинах или зарываются в грунт. Отоцисты имеют форму пузырька, содержащего несколько или много мелких отолитов, и связаны непосредственно с радиальными нервами.

Кровеносная система иглокожих также построена по лучевому типу. Она состоит из околоротового кольца и пяти радиальных кровеносных сосудов, идущих в амбулакры между радиальными нервными стволами и каналами водоносной системы (рис. 119). У морских звезд, морских ежей и офиур на стороне, противоположной ротовой [1], имеется второе кольцо кровеносной системы, которое дает боковые ветви к половым железам и соединяется с первым кольцом особым осевым органом, характерным лишь для иглокожих животных. Строение его будет рассмотрено дальше. Кровеносная система у большинства иглокожих представляет собой систему скорее лакун, чем кровеносных сосудов, и образована просветами в рыхлой соединительной ткани. Жидкость кровеносной системы по составу близка к жидкости полости тела и амбулакральной системы. Основное назначение кровеносной системы иглокожих — разносить по телу питательные вещества, лишь у голотурий она выполняет и функцию газообмена. В толще стенки кишки имеются кровеносные лакуны или, как у голотурий и морских ежей, хорошо развитые спинной и брюшной кровеносные сосуды, способные периодически сокращаться, что вызывает слабое движение «крови». Пульсации, обычной для кровеносной системы, у иглокожих нет, но имеется пульсация перикардия, стенки которого, как и у хордовых животных, образуют впячивание — сердце. Пульсация перикардия вызывает слабое движение жидкости, однако правильного движения «крови» у иглокожих нет, да и газового обмена, столь характерного для кровеносных систем, у них, за исключением голотурий, не установлено. Функцию газового обмена выполняет жидкость полости тела.

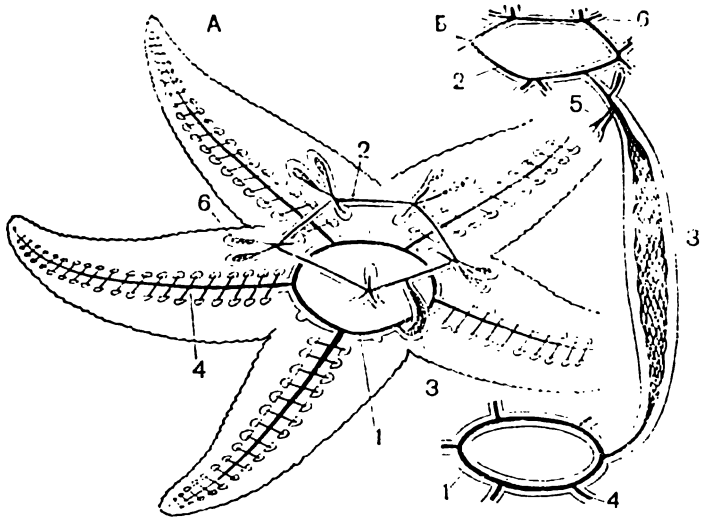


Рис. 119. Кровеносная система морской звезды:
А — общая схема; *Б* — кольцевые каналы и осевой орган; *1* — ротовой (оральный) кольцевой канал; *2* — аборальный кольцевой канал; *3* — сосуды осевого органа; *4* — радиальные каналы; *5* — сосуды кишечника; *6* — сосуды половых желез.

Очень тесное отношение к нервной и кровеносной системе имеет система каналов, выстланных эпителием и развивающихся из обособленных участков общей вторичной полости тела. Эта система каналов называется псевдогемальной или перигемальной. Она состоит из кольца, идущего вокруг глотки или пищевода, расположенного между амбулакральным кольцом и околоротовым нервным кольцом, и пяти радиальных каналов, проникающих в амбулакры и проходящих между радиальными нервами и амбулакральными каналами. Жидкость псевдогемальной системы одинакова по составу с жидкостью вторичной полости тела, содержит большое число целомоцитов, а близкое расположение этой системы к нервной дает возможность предположить, что она служит не только опорой для кровеносной системы, как думали раньше, но и для питания нервных тяжей и предохранения их от сдавливания. Псевдогемальная система развита неодинаково у разных классов иглокожих. Так, у морских ежей и голотурий имеются лишь радиальные каналы этой системы, а у морских лилий она вообще, как правило, отсутствует.

Радиальный план строения иглокожих проявляется отчасти и в расположении половых орга-

[1] Ротовая сторона иглокожих называется оральной, а противоположная ей сторона — аборальной.

нов. Половая система состоит из полового тяжа и половых желез, образующихся в качестве выростов первого. Наиболее своеобразное и примитивное строение имеет половая система морских лилий. У них половые тяжи в виде пяти плотных лент проходят в лучи и ветвятся, повторяя разветвления последних. Концевые веточки их заходят в особые выросты на лучах, называемые пиннулами, и принимают вид полых слепых мешков. Половые продукты развиваются из клеток половых мешков внутри пиннул и выводятся наружу через разрывы их стенок. У морских звезд, офиур и морских ежей половой тяж имеет вид пятиугольника, стенки которого, разрастаясь, дают начало половым железам, расположенным интеррадиально. Половые железы у морских звезд имеют вид пяти пар ветвящихся гроздевидных мешочков, помещающихся в основании лучей или заходящих в них далеко. Они открываются наружу короткими каналами между лучами. У офиур многочисленные мелкие половые железы расположены на внутренней стороне пяти пар особых выводковых сумок (бурс) и открываются непосредственно в эти сумки, которые сообщаются с внешней средой через узкие щели, находящиеся на ротовой стороне диска в основании лучей. У морских ежей пять гроздевидных половых желез помещаются на верхней части панциря, причем у многих неправильных морских ежей пятимерное строение нарушается исчезновением задней железы. У голотурий же имеется единственная половая железа, состоящая из пучка простых или ветвящихся трубочек. Все трубочки соединяются в один половой проток, который у большинства форм открывается наружу в передней части тела, в спинном интеррадиусе.

Нарушение пятилучевой симметрии у современных иглокожих встречается довольно часто. Так, все голотурии и неправильные морские ежи являются билатеральносимметричными животными с хорошо выраженными передним и задним концами тела. Да и у всех остальных иглокожих, кроме некоторых многолучевых морских звезд, ветвистых офиур и лилий, у которых наблюдается увеличение числа каменистых каналов и мадрепоровых пластинок, фактически можно провести только одну плоскость симметрии, несмотря на радиальное строение, из-за положения осевого комплекса органов, расположенного лишь в одном интеррадиусе. Эта черта современных иглокожих унаследована ими от билатеральносимметричных предков, тогда как двусторонняя симметрия голотурий и неправильных морских ежей скорее должна рассматриваться как вторичное явление, связанное с утратой радиальной симметрии в связи с переходом их к ползающему и роющему образу жизни.

Осевой комплекс органов очень характерен для строения иглокожих и представляет собой пространственное объединение весьма разнообразных органов. Он образован амбулакральной, кровеносной и половой системами, а также участками вторичной полости тела. Основными составными частями этого комплекса являются каменистый канал, мадрепоровая пластинка с поровыми каналами, осевой орган, идущий вдоль каменистого канала в виде продолговатого мешка, два обособленных участка вторичной полости тела (левый и правый осевые синусы), заключающие в себе осевой орган, и, наконец, половой тяж, помещенный в особом участке полости тела — половом синусе. Осевой орган образован сплетением кровеносных сосудов, отходящих от ротового кровеносного кольца, перикардием (правый осевой синус) и значительным количеством соединительной ткани, а также подвижными клетками — амебоцитами. Функции осевого комплекса довольно многообразны. С помощью пульсирующего перикардия вызывается движение жидкости в кровеносной системе; путем притока и оттока морской воды через мадрепоровую пластинку происходит регулирование гидростатического давления в амбулакральной системе и удаление ненужных веществ. Осевой орган служит, с одной стороны, местом накапливания и выведения из организма продуктов распада, с другой — лимфатической железой, образующей амебоциты — клетки, свободно передвигающиеся в жидкости полости тела. Возможно, что осевой орган, связанный с половым тяжом, является также органом внутренней секреции. Осевой комплекс органов имеется у морских звезд, морских ежей и офиур, хотя его положение и соотношение органов в нем не одинаковы у разных классов в связи со смещением мадрепорита. У морских лилий и голотурий осевого комплекса органов нет, а имеются лишь каменистые и поровые каналы, которые очень часто открываются непосредственно в общую полость тела.

Целом (вторичная полость тела) у большинства иглокожих достигает значительного объема, выстлан ресничным эпителием, заключает в себе кишечник и бóльшую часть внутренностей, покрытых этим эпителием. Лишь у морских лилий в связи с развитием значительного количества соединительнотканных мезодермальных тяжей, заполняющих полость тела, да у ряда офиур, у которых имеются особые эктодермальные сумки (бурсы), глубоко вдающиеся в полость тела, объем его резко уменьшается. Вторичная полость тела возникает из двух задних целомов личинки, причем мезентерий, разделяющий правый и левый целомы личинки, у многих взрослых иглокожих сильно редуцируется и сохраняется только у голотурий, следуя за изгибами кишечника. Полость тела заполнена полостной, или перивисцеральной, жидкостью, очень прозрачной и близкой по составу к морской воде, но содержащей примесь белков и большое количество клеточных элементов. Эта

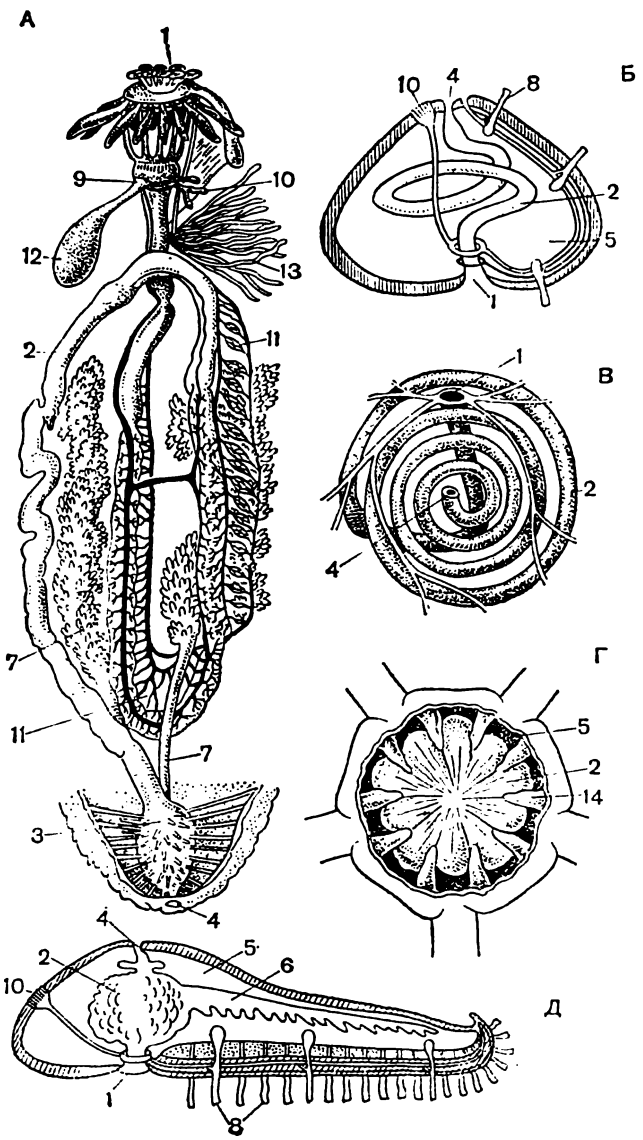
полостная жидкость находится в постоянном движении, вызванном ресничным эпителием, выстилающим полость тела, и играет очень важную роль в процессах обмена веществ. Клеточные элементы (амебоциты), содержащиеся в перивисцеральной жидкости, участвуют в распределении питательных веществ и выделении продуктов распада.

Полостная жидкость имеет существенное значение и в процессах дыхания: у некоторых иглокожих в перивисцеральной жидкости имеются клетки с гемоглобином или другими дыхательными пигментами; кроме того, многие органы дыхания образованы стенками полости тела. Так, наружные околоротовые, сильно разветвленные (перистомальные) жабры большинства морских ежей представляют собой выпячивание обособленного участка вторичной полости тела — ротового, или перифарингеального, целома, расположенного вокруг пищевода. Через стенки жабр, покрытых чрезвычайно тонким слоем кожи, растворенный в воде кислород проникает в полостную жидкость. Кожные жабры, или папулы, в виде тонкостенных сократимых очень мелких пузырьков имеются у морских звезд. Наряду с жабрами существенную роль в дыхании, очевидно, играют амбулакральные ножки и другие тонкостенные придатки амбулакральной системы, так как у ряда форм в клетках жидкости амбулакральной системы найден пигмент, близкий к гемоглобину. Большинство иглокожих весьма нуждается в кислороде и быстро погибает в плохо вентилируемых аквариумах. Однако органы дыхания у них развиты слабо и химизм дыхания изучен еще мало. Настоящие органы дыхания — водные легкие — имеются только у голотурий. У тех голотурий, у которых водные легкие отсутствуют, дыхательную функцию, очевидно, могут выполнять ротовые щупальца, кишечник, сравнительно тонкая кожа тела и, наконец, спинные придатки амбулакральной системы, через которые проникает кислород. У офиур дыхание происходит через тонкостенные мешковидные камеры — бурсы, расположенные в основании лучей и периодически заполняющиеся морской водой благодаря сокращениям спинной стенки диска и наполнениям и опорожнениям желудка. Физиология дыхания иглокожих изучена недостаточно, но вполне вероятно, что различные системы органов могут принимать участие в дыхательных процессах наряду с выполнением ими других функций.

Органы пищеварения развиты неодинаково в разных классах иглокожих, что связано с различием в способах питания и с различным планом строения представителей отдельных классов.

Пищеварительная система начинается ртом, который в зависимости от способов питания может быть снабжен скелетом или лишен его. У голотурий рот, окруженный щупальцами, помогающими при ловле добычи, переходит, как у морских ежей и лилий, сначала в короткую эктодермальную глотку, а затем в длинный узкий эктодермальный кишечник, длина которого значительно превышает длину тела животного. Кишечник поэтому образует петли (рис. 120), лежащие во вторичной полости тела и подвешенные к стенке тела при помощи мезентериальных тяжей. У голотурий, морских ежей и морских лилий можно различить передний, средний и задний отделы кишечника. Задний конец кишки открывается наружу выводным (анальным) отверстием, которое у морских лилий расположено вблизи рта, у морских ежей — на стороне, противоположной ротовой, или на краю скорлупы. У голотурий задняя киш-

Рис. 120. Типы кишечника иглокожих:
А — голотурии; *Б* — морского ежа; *В* — морской лилии; *Г* — офиуры; *Д* — морской звезды; *1* — рот; *2* — кишечник; *3* — клоака; *4* — анус; *5* — целом; *6* — печеночные придатки; *7* — водные легкие голотурии; *8* — амбулакральные ножки; *9* — амбулакральное глоточное кольцо; *10* — мадрепорит; *11* — кровеносные сосуды; *12* — полиев пузырь; *13* — половая железа; *14* — бурсы.



ка расширяется в довольно объемистую мускулистую клоаку, которая у большинства видов открывается наружу на заднем конце тела. У офиур и ряда морских звезд глотка отсутствует и рот ведет непосредственно в объемистый мешковидный желудок, прикрепленный к стенке тела мезентериальными тяжами. Желудок офиур складчатой формы, с радиальными и интеррадиальными выростами, заканчивается слепо, так как офиуры не имеют ни печеночных придатков, ни задней кишки, ни анального отверстия. У морских звезд желудок имеет 5 пар печеночных выпячиваний, заходящих в лучи и обильно выделяющих пищеварительные соки. Таким образом, кишечный канал иглокожих сохраняет особенности, унаследованные современными животными от двустороннесимметричных предков. Он почти целиком развивается из первичного кишечника и не имеет радиального строения. Влияние пятилучевой симметрии сказывается только на кишечнике морских звезд, обладающем пятью парами печеночных отростков.

Процессы пищеварения иглокожих изучены недостаточно. Считают, что пищеварение у них внеклеточное, кроме внутриклеточного переваривания жиров. В стенках кишечника и его эпителии имеется много амебоцитов, участвующих в пищеварении. В кишечном соке найдены ферменты: липаза, амилаза, инвертаза, трипаза, бутираза, протеиназа и некоторые другие. В эпителии кишечника находятся железистые клетки (слизистые, зернистые, секреторные), содержащие полисахариды, гликоген, липоиды.

Мало изучены и процессы выделения иглокожими продуктов распада, особенно процессы выделения жидких веществ. Специальных органов выделения, кроме урночек у некоторых голотурий, у иглокожих нет, а функцию выделения выполняют многочисленные целомоциты полости тела, кровеносной системы, осевого органа, амбулакральной системы и ресничные перитонеальные клетки, поэтому выделение носит диффузный характер. В одном случае целомоциты, нагруженные твердыми продуктами распада, выбрасываются наружу через разрывы стенок тела, причем избираются места с наиболее тонкими покровами (папулы, перистомальные лабры, амбулакральные ножки, водные легкие голотурий и т. д.). В другом случае целомоциты вместе с продуктами распада откладываются в соединительной ткани в разных местах тела, образуя крупные окрашенные массы. Химическая природа твердых и жидких продуктов распада изучена недостаточно, однако у иглокожих установлено наличие кератина и кератинина, которые характерны, кроме них, только для позвоночных животных.

Из изложенной характеристики иглокожих вытекает, что их радиальное строение — до некоторой степени кажущееся явление, так как положение осевого комплекса органов, строение кишечного канала, половой системы голотурий свидетельствует о первичной двусторонней симметрии этих животных. Изучение развития иглокожих также дает основание считать, что они произошли от двустороннесимметричного свободноживущего предка.

Развитие иглокожих всегда сопровождается сложным превращением с прохождением стадии пелагической двубокой личинки. У иглокожих всех классов развитие на ранних стадиях протекает более или менее сходно, но затем наблюдаются значительные различия. У большинства форм размножение только половое, яйца откладываются в воду, где они оплодотворяются и развиваются. После дробления, которое, как правило, полное, радиального типа, образуется типичная бластула, покрытая ресничками. На одном полюсе бластулы происходит глубокое впячивание (инвагинация), дающее начало энтодермальной средней кишке, и бластула превращается в гаструлу. Первое важное изменение в строении гаструлы происходит с образованием по бокам первичной кишки выпячиваний целомических карманов. Порядок их образования весьма изменчив у различных личинок, но наиболее обычным и первичным является независимое образование трех пар левых и правых целомических мешочков путем деления одного непарного мешка, отшнурованного от первичной кишки. Три левых целома (передний, средний и задний) значительно крупнее трех правых целомов (редуцированных), что нарушает двустороннюю симметрию личинки. В дальнейшем, в отличие от личинок червей, членистоногих и моллюсков, первичный рот, или бластопор, у личинок иглокожих превращается в анальное отверстие, а ротовое отверстие образуется вторично путем впячивания эктодермы брюшной стороны навстречу изгибающемуся концу первичной кишки. Подобное образование рта свойственно также погонофорам, полухордовым и хордовым животным, что сближает их с иглокожими и позволяет отнести последних к группе вторичноротых животных.

После смещения анального отверстия на брюшную сторону личинка иглокожих становится вполне двустороннесимметричной, с выпуклой спинной и вдавленной брюшной стороной, она обладает околоротовым венчиком ресничек и тремя парами целомических мешков. Эта стадия развития личинок называется д и п л е в р у л о й и является общей для большинства иглокожих. При дальнейшем развитии диплеврула испытывает значительные изменения, разные в разных классах иглокожих, проявляющиеся особенно в видоизменении внешней формы и формы околоротового венчика ресничек. Меньше всего изменяется форма диплеврулы у голотурий. Их личиночная стадия называется а у р и к у л я р и е й (рис. 121). Она имеет овальную форму, рот, лежащий в глубине брюшного вдавления и окруженный одним венчиком

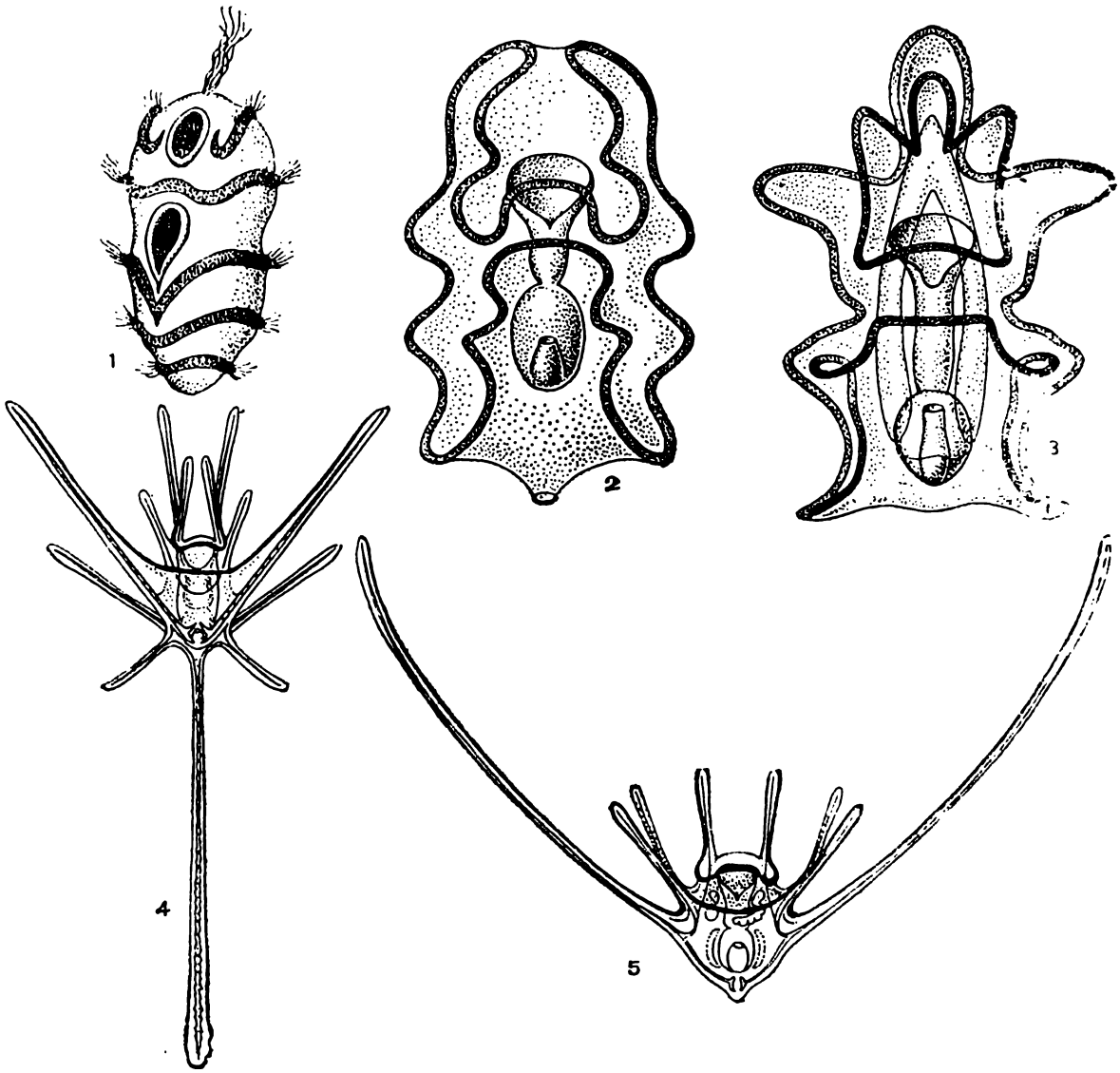


Рис. 121. Личинки иглокожих:
1 — долиолярия морских лилий; *2* — аурикулярия голотурий; *3* — бипиннария морских звезд; *4* — эхиноплутеус морских ежей; *5* — офиоплутеус офиур.

мерцательных ресничек, а также скелет в виде мелких микроскопических телец. Личинки морских звезд называются б и п и н н а р и я м и, офиур — о ф и о п л у т е у с а м и, а морских ежей — э х и н о п л у т е у с а м и. Все названные личинки характеризуются присутствием на теле особых шнуров, снабженных ресничками, при помощи которых они могут свободно плавать. Личинка морских лилий — д о л и о л я р и я отличается от остальных личинок тем, что лишена рта и имеет бочонкообразное тело, опоясанное ресничным шнуром не сплошным, а расположенным в виде пяти ресничных колец. В дальнейшем все лилии проходят еще стадию личинки типа п е н т а к р и н у с, прикрепленной стеблем к субстрату.

Размеры личинок иглокожих очень незначительны, длина их менее 1 мм. Но среди них имеются и гиганты. Так, бипиннария морской звезды рода луидий достигает длины 15 мм. Период жизни личинок в планктоне весьма различен и определяется не только видом животного, но и окружающими условиями. Так, некоторые личинки одного и того же вида при размножении летом находятся в планктоне от 5 до 7 недель, а в более холодное время этот период удлиняется. Срок пребывания личинок в планктоне зависит и от типа личинки. Личинки, развивающиеся из яиц, бедных желтком (планктотрофные личинки), проводят в планктоне от нескольких недель до 2—3 месяцев, активно питаясь одноклеточными водорослями. Личинки, развивающиеся из яиц, богатых желтком (лецитотрофные личинки), имеют ускоренное развитие и находятся в планктоне от нескольких дней до месяца. В процессе превращения во взрослое животное личинки иглокожих претерпевают значительные изменения. У морских ежей, мор-

ских звезд и офиур бо́льшая часть тела личинки и ее органов разрушается и погибает; у голотурий атрофируется лишь небольшая передняя часть личинки, а остальная часть переходит в тело взрослой особи. Растут иглокожие очень медленно, в течение всей жизни, половой зрелости достигают через несколько лет. Рассмотренные выше типы личинок являются основными для различных классов иглокожих, однако следует заметить, что внешний вид личинок и способ их превращения во взрослый организм неодинаковы у разных видов животных этого типа.

Находясь в планктоне, личинки могут перемещаться на большие расстояния от места обитания взрослых форм. Это, с одной стороны, положительный факт, способствующий расселению вида, с другой стороны, как планктонные организмы, личинки иглокожих поедаются другими животными. Выедание компенсируется продуцированием иглокожими чрезвычайно большого количества яиц, чем обеспечивается выживание вида.

Очень часто иглокожие проявляют заботу о потомстве (табл. 41). В таких случаях мать прикрывает телом отложенные яйца или вынашивает их. Обычно молодь вынашивается на определенных местах материнского организма, реже ползает по всему телу. У иглокожих известны случаи живорождения, когда зародыш развивается внутри материнского организма, помещаясь в полости тела либо в половых трубках, либо в бурсальных выпячиваниях (у офиур) и получает от него питание, необходимое для развития. Живорождение особенно распространено у арктических и антарктических видов. В этом случае развитие прямое, без стадии планктонной личинки.

Наряду с половым размножением у иглокожих в отдельных случаях наблюдается и бесполое размножение, когда тело взрослой особи делится пополам или на несколько частей. Каждая образовавшаяся часть восстанавливает недостающие участки. Такой способ размножения наблюдается у некоторых морских звезд, офиур и отдельных голотурий.

В известной связи с бесполым размножением стоит весьма характерное для иглокожих явление регенерации, т. е. способность восстановления утраченных отдельных органов или частей тела. Очень часто при неблагоприятных условиях или при нападении врага иглокожие отбрасывают (автотомируют) лучи, выбрасывают внутренности, а иногда даже распадаются на части. Скорость восстановления утраченных частей различна и зависит от температуры. Так, у тропических форм и в летнее время регенерация протекает быстрее, чем у арктических и бореальных форм. Восстановление утраченных частей у молодых особей идет быстрее, чем у старых, однако личинки иглокожих почти не способны к регенерации. Это полезное защитное приспособление в очень слабой степени развито у морских ежей. Тело их покрыто прочным панцирем, предохраняющим от внешних повреждений, поэтому морские ежи могут при неблагоприятных условиях отбрасывать и затем восстанавливать только педицеллярии, иглы и амбулакральные ножки.

Относительно продолжительности жизни иглокожих имеется мало сведений, однако вполне вероятно, что живут они долго. На пластинках скелета некоторых иглокожих установлены годичные кольца роста. По подсчетам этих колец возраст крупных морских ежей исчисляется 35 годами, однако некоторые зоологи считают, что эта цифра завышена и средний возраст морских ежей — 10 или 15 лет. Примерно столько же живут офиуры. Некоторые морские звезды только к 14-летнему возрасту достигают своих обычных размеров. Максимальный возраст морских лилий около 30 лет. Голотурии, возможно, живут 5 лет или немного больше.

Все иглокожие обитают исключительно в морях и весьма чувствительны к малейшему опреснению воды. Они отсутствуют в Каспийском море, в Балтийском представлены всего 3 видами, а в Черном — только 8 видами, зато в Баренцевом, Карском, Чукотском и Охотском морях составляют основную часть донных животных. Сравнительно немногие виды способны переносить довольно значительные понижения солености — до 15—24‰ — и даже иногда встречаются в эстуарных участках; другие виды прекрасно чувствуют себя в воде с чрезвычайно высокой соленостью. Примером может служить Красное море, обладающее соленостью 43—47 г солей на 1 кг воды и обильно населенное самыми разнообразными иглокожими. Иглокожие живут в морях и океанах всех широт земного шара, на самых разнообразных грунтах и глубинах — от приливо-отливной зоны до максимальных глубин океанических желобов, которые бывают глубже 10 000 м. Чаще иглокожие приурочены к определенным глубинам и встречаются либо исключительно на литорали, либо в сублиторальной или батиальной зоне, либо обитают только в абиссальной зоне, причем в пределах отдельных групп иглокожих видовое разнообразие иногда увеличивается с глубиной. Однако среди иглокожих значительное число видов оказываются эврибатными[1] формами, диапазон вертикального распространения которых иногда превышает 5000—7000 м. Таких видов, которые могут встречаться на самых различных глубинах, особенно много среди офиур. Для ряда иглокожих были отмечены сезонные миграции из глубин к берегам и, в связи с размножением или изменениями температуры, от берега на бо́льшие глубины.

---

[1] Эврибатность — широкое распределение в водоеме по вертикали.

Степень приуроченности иглокожих к определенным грунтам различна. Многие голотурии, морские ежи и офиуры живут исключительно на илистом грунте или песке, но некоторые представители этих классов предпочитают каменистый грунт. Однако вполне вероятно, что характер грунта не играет существенной роли в распространении иглокожих. Более важную роль в их расселении играют соленость, глубина, температура, наличие течений, история развития морей и океанов, а также целый ряд биологических факторов. Среди иглокожих встречаются виды, предпочитающие определенную температуру. Так, арктические формы встречаются только при температурых, близких к 0 °С, а высокоарктические — исключительно при отрицательных температурах, тогда как арктическо-бореальные виды являются более эвритермными, т. е. могут переносить значительные колебания температуры. Среди бореальных видов также имеются эвритермные формы, которые даже зимой остаются на литорали, в условиях снежного покрова, но основная масса видов с наступлением холодов уходит в более глубокие воды. Особенно пышно представлены иглокожие в фауне тропических морей и прибрежных зон, что связано с более постоянными высокими температурами и с наиболее разнообразными условиями обитания в этих районах по сравнению с холодными или умеренными морями или с большими глубинами. Тем не менее даже и в последних двух районах иглокожие довольно многочисленны и нередко принимают участие в образовании определенных сообществ, или биоценозов, являясь руководящими формами большинства из них. Богата иглокожими фауна Тихого океана, тогда как фауна Атлантического — заметно беднее. Некоторые виды иглокожих имеют довольно широкое распространение по всем океанам, другие обладают разорванными ареалами (биполярные, амфибореальные и амфипацифические виды), третьи приурочены только к тропическим, бореальным, арктическим или антарктическим областям. Многие виды, роды и семейства иглокожих эндемичны для определенных районов, они прекрасно характеризуют как прибрежные, так и глубоководные фауны различных областей. Поэтому зоогеографическое значение иглокожих весьма велико.

Иглокожие играют важную роль и в общей экономике моря, являясь многочисленными и типичными его обитателями. Подобно моллюскам и другим животным, они участвуют в поддержании определенного солевого состава морской воды, потребляя в процессе питания большое количество солей, особенно карбоната кальция, из которого строят свой скелет. Иглокожие обладают способностью извлекать из воды радиоактивные вещества, которые накапливаются прежде всего у них в жидкости полости тела. Кроме того, иглокожие служат пищей различным животным. Например, треска, пикша, камбала, зубатка и другие рыбы поедают значительное количество офиур и морских ежей. Морских ежей употребляет в пищу и морская выдра — калан. Охотятся за иглокожими и некоторые крупные моллюски и ракообразные. С другой стороны, многие иглокожие являются хищниками и сами поедают различных животных. Особенно хищными слывут морские звезды, которые могут съедать рыбу, превышающую размерами их тело, и часто нападают на устричные банки и рыболовные сети. Некоторые иглокожие используются в пищу человеком. Среди них наиболее важное значение имеют съедобные голотурии — трепанги, которых насчитывается около 40 видов и разновидностей. Наиболее старыми потребителями трепангов являются жители Китая, Японии, Малайского архипелага. Однако и в этих странах трепанги скорее лакомое блюдо, так как высокая цена и ограниченная продуктивность мест лова препятствуют более широкому потреблению этих животных. В Китае трепангов по целебным свойствам сравнивают с корнем женьшеня и называют «корнем моря». Кроме голотурий, в Японии и по берегам Средиземного моря добывают отдельные виды морских ежей, икру которых используют в пищу. Иглокожие являются прекрасным объектом для экспериментальных эмбриологических исследований, и в последние годы их яйца, особенно яйца морских ежей, использовались в космических полетах для выявления влияния излучения на живые организмы. Полезными для человека являются и ископаемые иглокожие, так как некоторые строительные материалы, такие, как дербширский, бельгийский мрамор, трахитовый известняк, состоят главным образом из остатков данных животных. Кроме того, ряд ископаемых иглокожих, особенно морских ежей и морских лилий, используют в качестве руководящих форм, важных для стратиграфии.

Почти все иглокожие ведут свободный образ жизни, паразитов среди них, можно сказать, нет, хотя питание молоди некоторых видов офиур на колониях кораллов и последующее переселение их на диск и в полость тела взрослых особей собственного вида, а также обитание карликовых самцов нескольких видов офиур постоянно около ротового отверстия самки и высасывание ими с помощью специально заложенных в глотке мышц пищевых соков изо рта самки, пожалуй, можно подвести под понятие паразитизма. Комменсалы среди иглокожих известны давно. Часто офиуры поселяются между иглами морских ежей, где, очевидно, находят себе пищу и защиту, а представители одного из родов тропических офиур (рис. 122) постоянно живут на ротовой поверхности морских лилий около амбулакральных борозд и пользуются пищей, собираемой этими животными, не причиняя хозяевам заметного вреда. Целый ряд

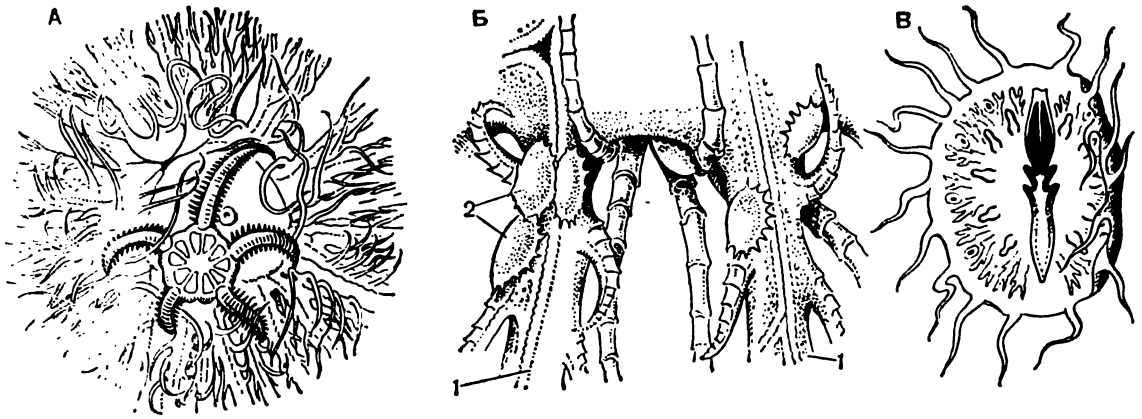


Рис. 122. Жизненные формы иглокожих:
А — офиура Ophiomaza, живущая на морской лилии Comanthus; *Б* — паразитические черви подкласса Myzostomida (*2*) на морской лилии (*1*); *В* — паразитический червь подкласса Myzostomida с брюшной стороны.

других животных — простейших, гидроидов, ракообразных, моллюсков и даже рыб — являются комменсалами иглокожих и обитают на них, прикрепившись к иглам, поверхности тела морских ежей или морских звезд, либо поселяются в полости тела, кишечнике и других органах различных иглокожих, делясь с ними пищей и получая от них некоторую защиту. Однако существуют и настоящие паразиты иглокожих. Правда, они немногочисленны и относятся к разным группам животных. Очень распространенными и наиболее древними паразитами иглокожих, известными еще с каменноугольного периода, являются кольчатые черви подкласса Myzostomida. Объектом интенсивного заражения этими паразитами становятся морские лилии, как более или менее прикрепленные животные. Часто в голотуриях паразитируют некоторые моллюски, а в офиурах — различные паразитические ракообразные и неполовозрелая форма трематоды, являющейся во взрослом состоянии паразитом зубатки.

Среди современных иглокожих лишь стебельчатые морские лилии неподвижно прикреплены к субстрату, а все остальные животные свободно передвигаются. Обычно иглокожие ползают по грунту как по горизонтальным, так и по вертикальным поверхностям, реже зарываются в грунт, и лишь единичные виды голотурий ведут пелагический образ жизни и могут встречаться в толще воды. Закапывание в грунт распространено довольно широко во всех группах иглокожих, кроме морских лилий, у которых в связи со своеобразным способом питания амбулакральные борозды должны быть всегда чистыми. Большинство форм зарывается в грунт на небольшую глубину, оставляя часть тела или часть лучей над грунтом. Закапывание в грунт у многих иглокожих связано с питанием. Они заглатывают грунт без разбора, причем захват грунта с находящимися в нем питательными веществами происходит механически вместе с поступательными движениями животных. Грунтоеды встречаются среди многих голотурий, морских ежей и некоторых морских звезд. Большинство иглокожих питается животной пищей, но некоторые из них потребляют исключительно прибрежные водоросли или даже остатки наземной растительности.

По поводу происхождения иглокожих и филогенетических взаимоотношений внутри этого типа до сих пор существуют только многочисленные догадки и гипотезы. Это объясняется до некоторой степени тем, что появление иглокожих относится к глубокой древности, так как в конце кембрия и в начале ордовика, свыше 500 млн. лет назад, уже имелись представители почти всех известных нам классов иглокожих. Предполагают, что иглокожие возникли в докембрии и наиболее древние из них, вероятно, имели слаборазвитый скелет, что не позволило им сохраниться в ископаемом состоянии.

На основании данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии считают, что предки иглокожих, очевидно, имели двусторонне-симметричное, вытянутое тело с пятью парами щупалец, трубковидным кишечником и тремя парами целомов. Рот у них находился на передней части тела, анус — на задней. Эти животные вели придонный образ жизни, который вызвал некоторую асимметрию в их строении. Наиболее близкими к такому предку были представители примитивных классов гомалозой и пельматозой. Однако гомалозои не имели признаков радиальной симметрии и были очень обособлены от остальных иглокожих. У примитивных пельматозой (раннекембрийских эокриноидей и ордовикских паракриноидей) уже был намечен переход от двусторонней симметрии к радиальной. Прикрепление к субстрату правой стороной переднего конца тела животного, которое имело место у представителей этого подтипа, вызвало смещение рта влево и

вверх, ануса — вправо и приобретение радиального плана строения. Таким образом, эволюция пельматозой шла в направлении развития радиальной симметрии, и у высших представителей этого подтипа, ряда морских лилий, у которых наблюдается увеличение числа каменистых каналов, она охватывает почти всю их организацию, за исключением кишечника и способа отхождения приводящих бороздок от рта. Среди современного подкласса Articulata стебельчатые морские лилии представляют собой реликты древней фауны, а наиболее развитыми и процветающими в настоящее время являются бесстебельчатые морские лилии отряда Comatulida.

Относительно происхождения подтипа эхинозой единого мнения нет. Включенные в него классы столь различны, что выведение их из общего эхинозойного ствола вместе с геликоплакоидеями и объединение морских ежей с голотуриями вызывает много возражений. Прежде всего, веретеновидные геликоплакоидеи так своеобразны, что связать их с каким-либо классом этого подтипа просто невозможно. Голотурии же, кроме некоторых черт анатомического строения, ни по данным эмбриологии, ни по биохимическим данным, ни по общему типу строения не могут быть сближены с морскими ежами. Личинки голотурий весьма отличны от личинок морских ежей, но обнаруживают сходство с личинками морских звезд, да и в биохимии мышечного сокращения у голотурий и у морских звезд играет роль аргинин-фосфаген, а у морских ежей, как и у офиур — креатин-фосфаген. На основании этого скорее можно думать о наличии общего прототипа у этих четырех классов, которые ранее относились к одному подтипу элеутерозой.

Наличие у голотурий ряда примитивных черт, таких, как непарная половая железа, положение полового отверстия и мадрепорита вблизи рта, развитие с переходом личинки голотурии без особых изменений в тело взрослого животного с сохранением личиночного скелета и становление пятилучевой симметрии амбулакральной системы у некоторых форм через трехлучевую, свидетельствует о древности этого подкласса. Благодаря слабому развитию скелета палеонтологическая история голотурий мало известна. Наиболее примитивным считают отряд голотурий с древовидными щупальцами (Dendrochirota).

Что касается класса морских ежей, то такие признаки, как наличие осевого комплекса органов и полового тяжа, некоторые особенности развития скелета ротовой стороны сближают их с морскими звездами и офиурами. О сходстве с офиурами свидетельствуют морфология личинок и некоторые биохимические свойства. Однако имеющийся лишь у морских ежей аристотелев фонарь, характерные только для них амбулакральные пластинки, пронизанные порами для прохождения амбулакральных ножек, тело без выступающих лучей, образованное главным образом за счет актинальной стороны, не дают возможности предположить о близком родстве морских ежей с морскими звездами и офиурами. Ответвление морских ежей от общего ствола произошло, вероятно, тогда, когда классы морских звезд и офиур еще формировались. Раньше предков морских ежей, морских звезд и офиур видели в формах, близких к ранним эдриоастероидеям, но это не подтвердилось. Основной группой ствола морских ежей, от которой могли произойти все остальные ежи, считают отряд Lepidocentroida. От него, вероятно, берут начало копьеносные ежи (Cidaroida). Современные кожистые ежи (Echinothuriidae) столь сходны с палеозойскими лепидоцентроидами, что большинство зоологов помещают их в этот отряд. Напротив, Дарем и Мельвиль, которые выделяют всех палеозойских морских ежей и современных цидароид в подкласс Perischoechinoidea, а всех мезозойских и остальных современных ежей в подкласс Euechinoidea, рассматривают эхинотуриид в качестве самостоятельного отряда подкласса эуэхиноидей и считают, что они вместе с остальными постпалеозойскими морскими ежами произошли от цидароидных предков. Д. М. Федотов полагает, что наиболее древние правильные постпалеозойские морские ежи отряда Aulodonta, представители которого имели тонкий, нередко гибкий панцирь, гораздо легче выводятся из морфологически разнообразной группы лепидоцентроид, чем из более специализированной группы цидароид. Предполагают, что с отрядом Aulodonta связан происхождением отряд Stirodonta, а отряд Camarodonta произошел от предков из отряда Stirodonta. Эволюция правильных морских ежей, кроме группы цидароид, шла по пути создания прочного панциря, развития амбулакров и амбулакральных ножек, образования из простых амбулакральных пластинок сложных, со многими порами и т. д. Считают, что неправильные морские ежи в виде двух ветвей отделились от одной из групп постпалеозойских правильных морских ежей. Морские ежи отряда Holectypoida по ряду признаков близки к формам отрядов Stirodonta или Aulodonta и могли быть родоначальной группой для других неправильных морских ежей. Эволюция неправильных морских ежей шла в сторону развития двусторонней симметрии в связи с переходом их к роющему образу жизни.

Предположение Фелла о близких родственных связях между морскими лилиями и формами подтипа Asterozoa необоснованно, так как некоторое сходство в строении скелета морских лилий и сомастероидей чисто поверхностное. Оно отчасти наблюдается лишь у современных бесстебельчатых морских лилий и ордовикских сомастероидей и отсутствует у палеозойских морских лилий

и сомастероидей. Сомастероидеи могли быть предками морских звезд и офиур, но связать их с какой-либо группой пельматозой невозможно. Древние морские звезды и офиуры обладали рядом общих черт и имели общих предков. В настоящее время это четко отграниченные классы. Эволюция морских звезд шла в сторону облегчения скелета, увеличения размеров тела, удлинения лучей, перехода от пассивного питания к хищничеству. Уже в палеозое появились формы, которые были близки к современным.

Офиуры прошли более сложный путь развития. В палеозое существовали офиуроподобные формы, сильно отличающиеся от современных. Эволюция офиур была связана с переходом к движению с помощью рук (подвижных лучей) вместо движения при помощи амбулакральных ножек, как у морских звезд. Это привело к обособлению рук от диска, замыканию амбулакральных борозд, превращению парных амбулакральных пластинок в позвонки рук, развитию специальной мускулатуры рук и системы наружных покровных пластинок. Типичные офиуры известны с мезозоя, и в настоящее время это наиболее многочисленный по числу видов класс среди всех иглокожих.

Тип иглокожих включает 3 подтипа: *стебельчатые иглокожие* (Pelmatozoa), *эхинозои* (Echinozoa) и *астерозои* (Asterozoa).

ПОДТИП СТЕБЕЛЬЧАТЫЕ ИГЛОКОЖИЕ

(PELMATOZOA)

В подтипе стебельчатых иглокожих один класс — *морские лилии* (Crinoidea).

КЛАСС МОРСКИЕ ЛИЛИИ

(CRINOIDEA)

Название класса в переводе с греческого означает «подобный лилиям». Действительно, форма тела представителей этого класса напоминает цветок (табл. 29). Великолепная пестрая или яркая окраска большинства видов еще больше увеличивает это сходство. Морские лилии являются настоящим украшением подводных садов. Они живут исключительно в морях и океанах. Одни из них — стебельчатые лилии — всю жизнь проводят в прикрепленном состоянии, раскачиваясь на своем стебле. Другие — бесстебельчатые лилии — перешли к свободному образу жизни, лишились стебелька и приобрели способность отрываться от субстрата и проплывать небольшие расстояния, двигая лучами, как плавниками. Однако в развитии каждой бесстебельчатой лилии есть прикрепленная стебельчатая стадия, что говорит о близости обеих групп современных морских лилий.

Строение морских лилий весьма своеобразно. Тело их имеет вид чашечки, обращенной расширенной стороной вверх, от которой отходят перистые лучи, или руки. Лучи — чрезвычайно характерное для представителей данного класса образование, и все многообразие морских лилий в значительной степени связано с особенностями строения лучей.

И стебельчатые, и бесстебельчатые морские лилии, в противоположность остальным иглокожим, направлены ротовой (оральной) стороной вверх, а к субстрату — противоположной, аборальной стороной. Все морские лилии имеют прекрасно развитый известковый скелет, состоящий из крупных пластинок разнообразного размера и формы, часто пронизанных отверстиями для прохождения нервов или каналов амбулакральной системы. Хотя скелетные пластинки закладываются в коже животного, они хорошо различимы снаружи, так как у взрослых морских лилий их поверхность полностью оголяется. Аборальная сторона чашечки покрыта панцирем, состоящим из двух или трех венчиков чередующихся пластинок, расположенных по радиусам и интеррадиусам вокруг центральной (основной) пластинки, в каждом венчике по 5 пластинок. У стебельчатых морских лилий с основанием чашечки, точнее, с ее центральной пластинкой, соединен гибкий стебель, служащий для прикрепления животного к субстрату. Следует заметить, что способы прикрепления морских лилий к субстрату различны. У некоторых форм конечная пластинка

стебля расширяется в виде диска или зацепки, у других от основания стебля отходят небольшие корешки, у третьих подвижные отростки (цирры) расположены кольцами вдоль всего стебля на некотором расстоянии друг от друга. У бесстебельчатых лилий, у которых от стебля остается одна конечная пластинка, сливающаяся с центральной пластинкой чашечки, временное прикрепление к субстрату осуществляется членистыми корешками (циррами), снабженными коготками. Цирры соединены со скелетными элементами чашечки, притом часто, как это можно наблюдать у нашей северной лилии Heliometra glacialis (рис. 123, табл. 32), центральная пластинка чашечки разрастается и образует так называемый центральный конус, несущий особые ямки для прикрепления цирр. На дне ямок имеются отверстия, через которые в цирры проходят нервные стволы. Цирр может быть более ста.

Руки морских лилий также обладают хорошо развитым поддерживающим скелетом, состоящим из отдельных члеников, или позвонков, называемых брахиальными пластинками. Первые брахиальные пластинки причленяются к радиальным пластинкам последнего венчика чашечки, расположенным близ границы ротовой стороны. Скелетные пластинки соединены между собой при помощи мышц, обеспечивающих их чрезвычайную гибкость и подвижность. Такое сочленение позвонков лучей заметно с наружной стороны в виде довольно широкой косой щели между ними. Однако в некоторых местах соединение брахиальных пластинок происходит без мышц, тогда границы между ними менее заметны и представляются в виде тонкой поперечной бороздки. Эти сочленения называются сизигиальными, и способность морских лилий обламывать лучи при неблагоприятных условиях, например при высокой температуре, недостатке кислорода, нападении врагов, связана в значительной степени с таким менее прочным способом соединения позвонков. Известно, что от 75 до 90% морских лилий обламывают лучи на сизигиальных швах и сравнительно редко — на мускульных сочленениях. Естественная автотомия рук — весьма распространенное среди морских лилий явление, причем утраченные части очень быстро восстанавливаются. Обычно регенерированный луч в течение некоторого времени отличается от остальных лучей более светлой окраской и меньшими размерами. Как правило, сизигиальные швы чередуются с мускульными и встречаются через 3—4 позвонка. Почти к каждому позвонку луча попеременно то справа, то слева причленяются боковые веточки — пиннулы, также состоящие из отдельных члеников, или позвонков, расположенных на аборальной стороне. Эти пиннулы и придают лучам перистый вид. У морских лилий сравнительно редко лучи не ветвятся и сохраняются в числе пяти. Обычно же, начиная со второй брахиальной пластинки, они раздваиваются, тогда их становится уже 10, или многократно делятся, и тогда их число может доходить до 200. По оральной стороне луча, включая все его разветвления, проходит соответствующим образом ветвящаяся амбулакральная борозда, усаженная двойным рядом амбулакральных ножек. У основания лучей эти борозды соединяются вместе и переходят на оральный диск чашечки, где по радиусам направляются к ротовому отверстию, расположенному у большинства форм в центре орального диска. Оральный диск чашечки покрыт лишь мягкой кожей и почти лишен скелетных элементов. Кожа его пронизана многочисленными порами, которые ведут в ресничные воронки и далее в полость тела и служат для наполнения амбулакральной системы водой. Ближайшие ко рту амбулакральные ножки превращаются в околоротовые щупальца, снабженные чувствительными папиллами. Первая пара пиннул, лишенная борозд, часто заворачивается на оральную сторону и, подобно ротовым щупальцам, помогает при приеме пищи. Анальное отверстие размещается на небольшом возвышении, расположенном у большинства видов в одном из интеррадиусов орального диска, ближе к его краю. Рот у морских лилий ведет в пищевод, переходящий в желудок, затем в очень длинный энтодермальный кишечник, образующий одну или несколько петель.

Пищей морским лилиям служат мелкие планктонные организмы, небольшие частицы детрита. Способ питания морских лилий весьма примитивен по сравнению со способом питания других иглокожих. Они питаются пассивно. Пища доставляется в рот при помощи амбулакральных ножек и многочисленных ресничек покровного эпителия амбулакральных борозд. Немалую роль при этом играет слизь, выделяемая железистыми клетками борозд. Она обволакивает пищевые частицы, образует пищевые комки, которые с токами воды, вызываемыми действием ресничек, по амбулакрам направляются в рот. Эффективность такого метода питания в значительной степени зависит от длины борозд. Чем сильнее разветвлены лучи, тем больше длина борозд и, следовательно, тем больше пищи может быть доставлено ко рту. Было подсчитано, что у стебельчатой морской лилии Metacrinus rotundus, имеющей 56 лучей, общая длина борозд 72 м, а у 68-лучевой тропической морской лилии Comanthéria grandicalix длина борозд может достигать 100 м.

Такая большая поверхность морских лилий по сравнению с их относительно небольшими общими размерами исключает необходимость развития у них специальной дыхательной системы. Дыхание морских лилий осуществляется, вероятно, через кожу, амбулакральные ножки и анальное отверстие.

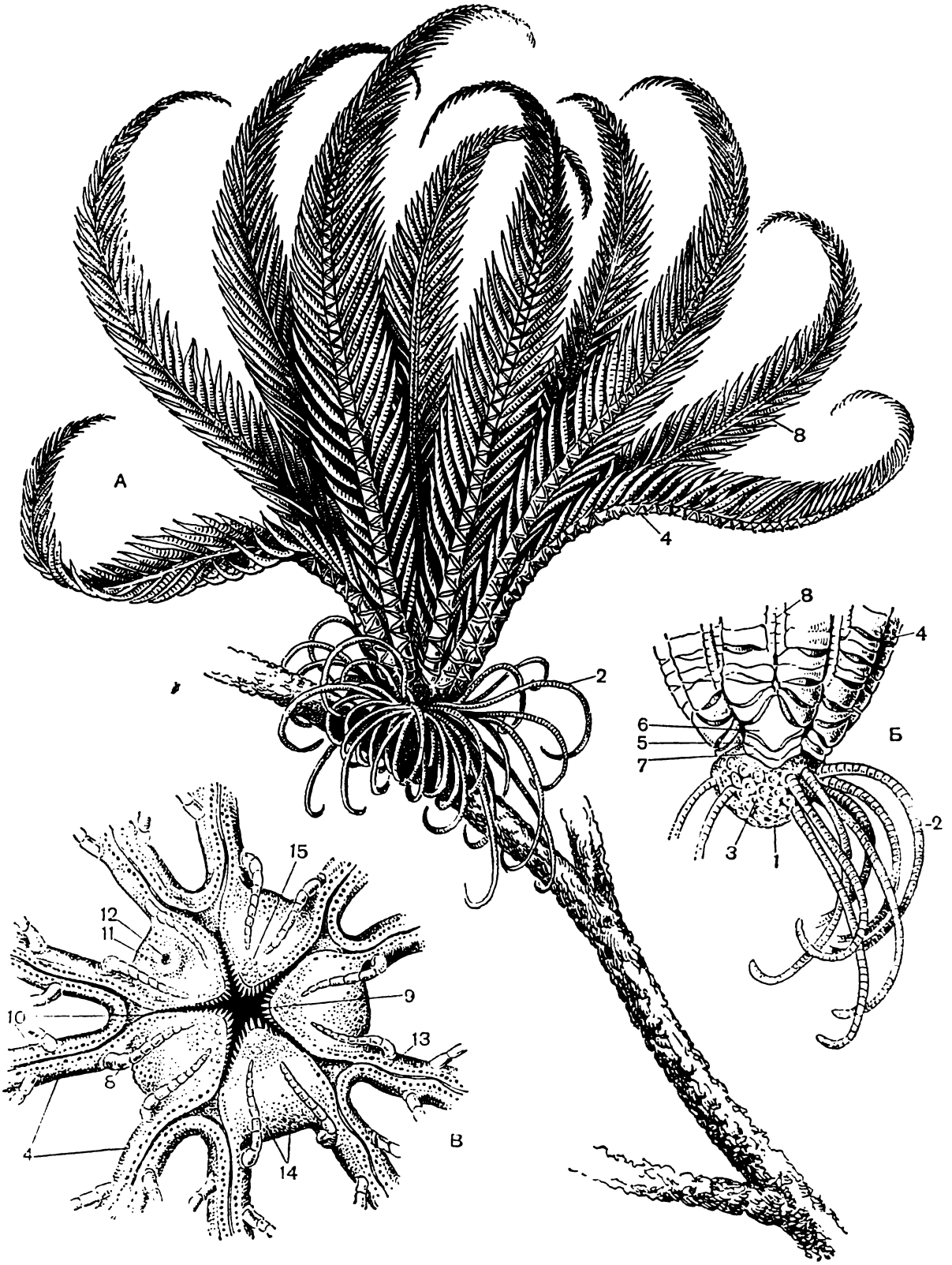


Рис. 123. Строение морской лилии **Heliometra glacialis**:

А — внешний вид; *Б* — детали чашечки и части лучей; *В* — ротовой диск молодой лилии (увеличено); *1* — центральный конус чашечки; *2* — цирры; *3* — места прикрепления цирр; *4* — лучи; *5* — первый членик (позвонок) лучей; *6* — второй членик лучей; *7* — радиальная пластинка; *8* — пиннулы; *9* — ротовое отверстие, усаженное папиллами; *10* — амбулакральные бороздки; *11* — анальное возвышение; *12* — анус; *13* — саккулы; *14* — поры, ведущие в ресничные воронки; *15* — рудиментарные пластинки ротового диска.

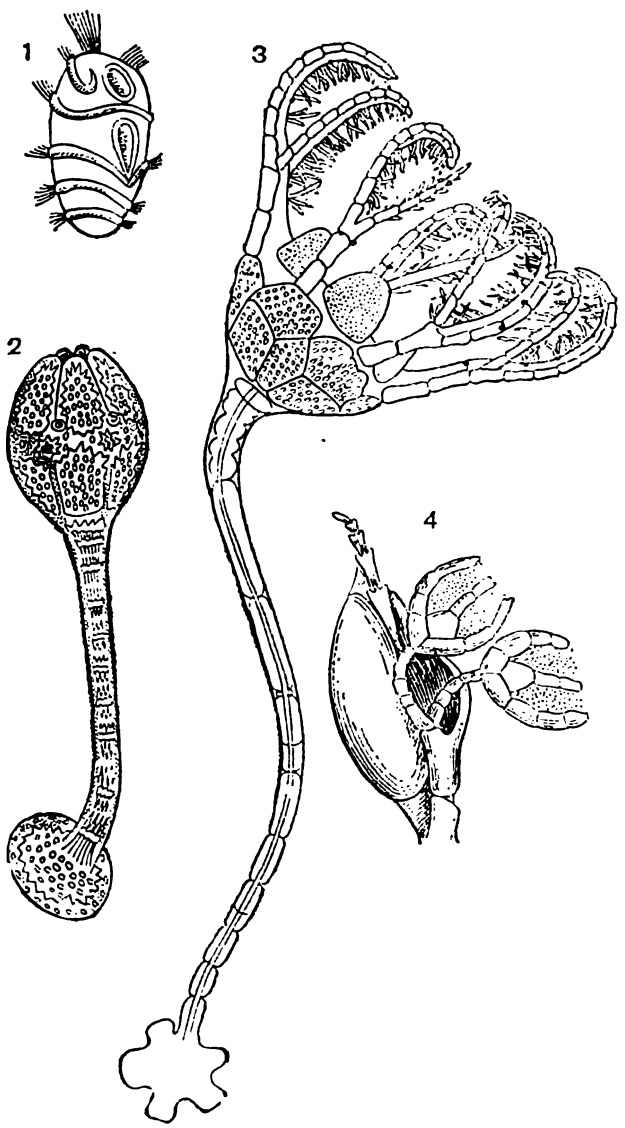
Морские лилии — весьма малоподвижные животные. Стебельчатые морские лилии могут двигаться с помощью рук, некоторые многолучевые бесстебельчатые тропические формы медленно переползают с места на место, представители же семейства Antedonidae могут проплывать небольшие расстояния (до нескольких метров в один прием). Плавают виды этого семейства не очень часто. Если условия позволяют, то они несколько месяцев могут находиться на одном месте, прикрепившись своими циррами. Малая подвижность морских лилий делает их легко доступными для паразитов. Так, на одной морской лилии можно найти до сотни многощетинковых червей из подкласса Myzostomida (рис. 122), причем ведут они себя по-разному: одни свободно ползают по поверхности морской лилии, другие образуют на пиннулах, лучах особые вздутия, где и помещаются, третьи становятся настоящими внутренними паразитами.

Среди самых страшных врагов морских лилий надо назвать мелких хищных брюхоногих моллюсков семейства Melanellidae. Ползая по морским лилиям, они хоботками буравят твердые скелетные части, влезают в мягкую ткань и пожирают ее. Морские лилии нередко поражаются различными мелкими ракообразными, поселяющимися либо в пищеварительном тракте, либо в анальном конусе, либо на диске.

Все морские лилии раздельнополы. Половые продукты развиваются в ближайших к чашечке пиннулах лучей. Очень часто самцы выпускают сперму первыми через особые отверстия, образующиеся в пиннулах к моменту созревания половых продуктов. Это стимулирует выбрасывание яиц самками. Специальные половые протоки отсутствуют, и яйца выводятся наружу через разрывы стенок пиннул. Яйца большинства видов оплодотворяются в воде. Из оплодотворенного яйца сначала образуется бочонкообразная личинка долиолярия, планктонное существование которой по сравнению с личинками других иглокожих более короткое. Через 2 или 3 дня долиолярия опускается на дно и прикрепляется к субстрату или к каким-нибудь твердым предметам, а иногда и к телам своих родителей. Прикрепление долиолярии осуществляется передним концом (брюшной стороной), после чего она теряет ресничку и становится неподвижной. Тело личинки начинает удлиняться и дифференцироваться на стебелек и чашечку, на вершине которой затем образуется рот. Это цистоидейная (цистоидная) стадия личинки. Вскоре чашечка обнаруживает пятилучевое строение, по краю ротовой стороны развиваются руки, стебель продолжает удлиняться, разрастается прикрепительный диск, и личинка становится похожей на маленькую морскую лилию, раскачивающуюся на стебельке. Это уже стадия пентакринуса. Такое название личинки связано с тем, что ранее, когда не было известно развитие атлантической бесстебельчатой лилии Antedon bifida, подобные личинки принимались за самостоятельный вид стебельчатых морских лилий, названный Pentacrinus europeus. Размеры пентакринусов сравнительно небольшие — от 4 мм до 1 см, но в холодных антарктических водах могут встречаться более крупные формы, длиной до 5 см.

Дальнейшее развитие обеих групп современных морских лилий протекает различно. У стебельчатых морских лилий, остающихся всю жизнь прикрепленными, со стороны чашечки образуются все новые и новые членики стебелька. Стебель увеличивается в размерах. Он состоит из отдельных члеников (позвонков), расположенных один над другим, напоминая стопку монет. Членики стеб-

Рис. 124. Стадии развития морской лилии:
1 — долиолярия морской лилии; *2* — морская лилия на стадии цистоидеи; *3* — стадия пентакринуса; *4* — пиннула стебельчатой живородящей морской лилии Phrixometra nutrix с пентакринусами, развившимися в ее выводковой сумке.



ля, соединенные между собой подвижно с помощью мышц, пронизаны в центре каналом, по которому проходят нервы и разные органы. У некоторых видов развиваются боковые цирры, расположенные вдоль всего стебля, у других — только у его основания. Морская лилия становится похожей на цветок. Длина стебля современных морских лилий достигает 75—90 см, а ископаемые формы были настоящими гигантами, длиной до 21 м.

Иначе протекает развитие пентакринуса бесстебельчатых морских лилий. Через несколько месяцев прикрепленной жизни его чашечка самопроизвольно отламывается от стебля, и морская лилия переходит к свободному образу жизни.

Стебельчатые морские лилии — самые древние животные среди современных иглокожих, но обнаружены они в морях сравнительно недавно. Первые экземпляры стебельчатых морских лилий были найдены в 1765 г. у острова Мартиника (Атлантический океан) и описаны под названием «морская пальма». В настоящее время известно 75 видов ныне живущих стебельчатых морских лилий, распространенных главным образом на больших глубинах, почти до 10 000 м. Напротив, бесстебельчатые морские лилии предпочитают более мелкие воды, могут встречаться даже на литорали, поэтому известны зоологам значительно раньше стебельчатых. Упоминание о средиземноморских видах Antedon можно встретить в литературе конца XVI в. Всего известно свыше 560 современных видов морских лилий. Они встречаются как в тропической области, так и в водах Антарктики и Арктики. Однако главная область распространения этих животных — тропические районы Индийского и Тихого океанов.

Все современные морские лилии относятся к подклассу *члепистых морских лилий* (Articulata).

ПОДКЛАСС ЧЛЕНИСТЫЕ МОРСКИЕ ЛИЛИИ (ARTICULATA)

К этому подклассу относятся все современные морские лилии. Они делятся на 4 отряда. Три отряда — *изокриниды* (Isocrinida), *миллерикриниды* (Millericrinida) и *циртокриниды* (Cyrtocrinida) — объединяют стебельчатых морских лилий, один — *комату.лиды* (Comatulida) — бесстебельчатых.

ОТРЯД ИЗОКРИНИДЫ (ISOCRINIDA)

Изокриниды имеют длинный, почти пятигранный стебель, несущий на всем протяжении кольца крупных цирр, по пять цирр в каждом. Эти кольца расположены на некотором расстоянии друг от друга. Лучи морских лилий сильно разветвлены и крона их чрезвычайно похожа на цветок. Поскольку драга почти всегда приносит сильно поврежденных морских лилий, способ их прикрепления к субстрату долгое время оставался неизвестным. Сравнительно недавно целые экземпляры животных были обнаружены на телеграфных кабелях. Изокриниды прикрепляются к субстрату с помощью незначительного расширения основания стебля. Такое прикрепление довольно непрочное. Изокриниды ведут более или менее подвижный образ жизни, время от времени прикрепляясь циррами к подходящему предмету. Удавалось наблюдать морских лилий, поднятых со дна обломанными, у которых кольцо цирр, ближайшее к излому, было завернуто внутрь, т. е. находилось в положении хватания. Значительная часть видов этого отряда относится к роду Metacrinus, распространенному главным образом в Индо-Малайской области. Здесь можно встретить M. nobilis (табл. 28), обитающего на глубине около 250 м. Эта морская лилия обладает почти белым стеблем со светло-желтой или красновато-оранжевой кроной.

На глубине 145—400 м у берегов Японии можно обнаружить другой вид —M. interruptus. Он легко цепляется за любой предмет, так как имеет членистые цирры, снабженные коготочками.

Несколько иной способ прикрепления у другого представителя изокринид — Proisocrinus ruberrimus, укрепляющегося на грунте при помощи расширения основания стебля. Эта морская лилия встречается на глубине 1700 м вблизи Филиппинских островов. Характерной ее особенностью является удивительно яркая алая окраска. Существует предположение, что эти морские лилии могут некоторое время плавать над субстратом.

ОТРЯД МИЛЛЕРИКРИНИДЫ (MILLERICRINIDA)

Миллерикриниды отличаются от изокринид более мелкими размерами, менее разветвленными лучами, а также округлым стеблем, несущим цирры у основания. Из миллерикринид прежде всего следует упомянуть некоторые формы глубоководного рода *батикринусов* (Bathycrinus), насчитывающего 9 видов, распространенных на больших глубинах тропических и умеренных вод.

В Тихом океане в районе Командорских островов на глубине 2840 м был найден B. complanatus. Эта сравнительно маленькая, длиной несколько сантиметров, хрупкая морская лилия прикрепляется к субстрату короткими корешками, расположенными только у основания стебля. Остальная часть стебля лишена цирр.

Очень близок к предыдущему виду B. pacificus, найденный к югу от Японии на глубине 1650 м. Размеры его небольшие, чашечка и лучи бледно-желтого цвета (табл. 42).

Более крупного размера североатлантический вид *батикринус Карпентера* (Bathycrinus carpenteri). Длина его стебля 27 см, рук — 3 см. Стебель оканчивается немногими довольно грубыми корешками, прикрепляющими животное к субстрату. Найден батикринус Карпентера близ Исландии, Гренландии, Норвегии и Шпицбергена на глубинах 1350—2800 м.

Весьма широкое распространение в Атлантическом океане имеет *лофотенский ризокринус* (Rhizocrinus lofotensis). Его ареал простирается от Норвегии до Бискайского залива в восточной части Атлантического океана и от Девисова пролива до Флориды — в западной. Маленький, изящный лофотенский ризокринус, несущий на 7-сантиметровом тоненьком стебельке 5-лучевую (иногда 4- или 7-лучевую) чашечку, обладает и бо́льшим диапазоном вертикального распределения — от 140 до 3000 м. Он прикрепляется к субстрату, подобно предыдущим видам, тонкими, сильно разветвленными корешками (рис. 125).

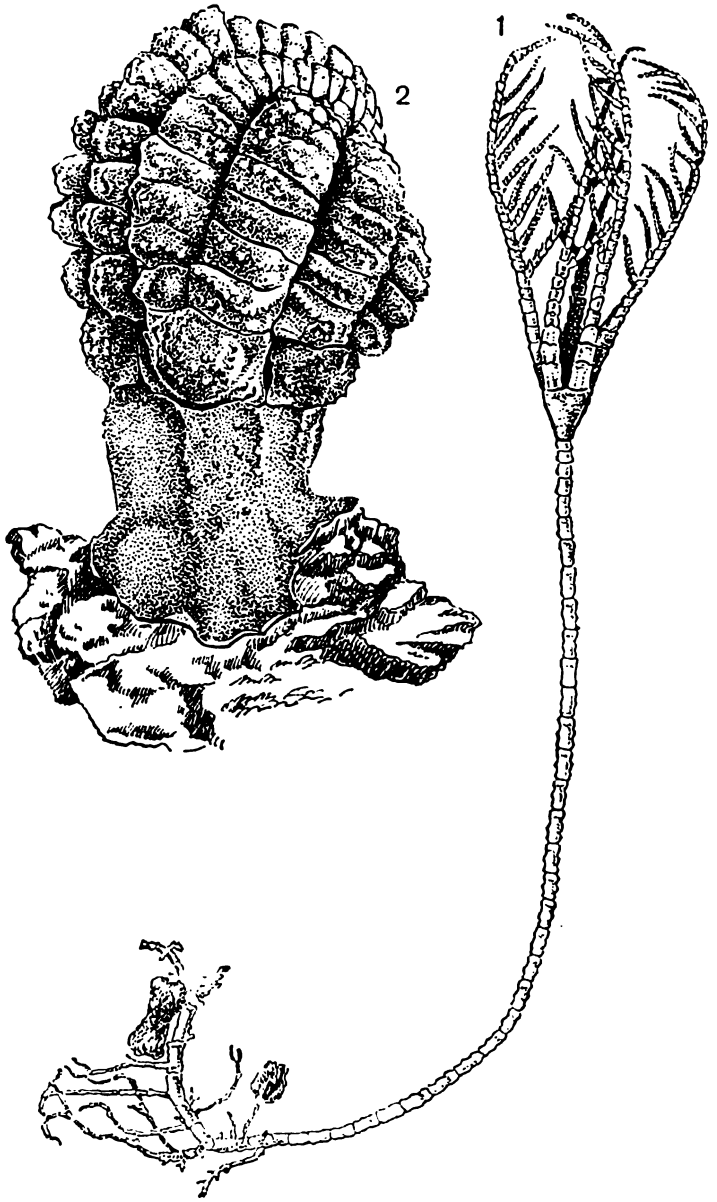


Рис. 125. Стебельчатые морские лилии:
1 — Rhizocrinus lofotensis; *2* — Holopus rangii.

ОТРЯД ЦИРТОКРИНИДЫ (CYRTOCRINIDA)

У представителей этого отряда весьма своеобразен способ прикрепления. Из циртокринид в современной фауне известно всего 2 вида двух родов — *холопусов* (Holopus) и *циатидиумов* (Cyathidium). Holopus rangii был обнаружен в 1837 г. в районе Карибского моря на глубине 180 м. С тех пор добыто всего около дюжины экземпляров этого вида, найденных в том же районе на глубинах от 10 до 180 м. Это живое ископаемое внешне напоминает кулак в рыцарской перчатке (рис. 125, *2*). Стебель у него укорочен, и прикрепление к субстрату осуществляется основанием чашечки. При этом все пластинки чашечки и, возможно, некоторые пластинки стебля, а также первый и второй позвонки луча сливаются вместе и образуют трубку, нижний конец которой расширяется, охватывает твердый субстрат и прочно к нему прикрепляется. Таким образом, внутренние органы и ротовой диск этой морской лилии помещаются внутри трубковидной чашечки. Рот открывается в центре диска и окружен пятью крупными треугольными пластинками. Все 10 рук животного разного размера: с одной стороны они крупнее, чем с другой, поэтому при сворачивании их в виде улитки морская лилия приобретает кривобокий вид. Пиннулы на руках у этого холопуса, в отличие от других морских лилий, подворачиваются внутрь, заходят друг за друга, образуя почти непрерывную трубку вдоль каждого луча. Питается холопус, подобно другим морским лилиям, планктонными организмами, которые доставляются ко рту через образованные пиннулами трубки токами воды, вызванными действием ресничек амбулакров.

Холопус — одна из наиболее мелких современных морских лилий. Длина самого крупного экземпляра едва достигает 6 см.

ОТРЯД КОМАТУЛИДЫ (COMATULIDA)

К этому отряду относятся все 560 видов бесстебельчатых морских лилий. Коматулиды ведут свободный образ жизни, они плавают или ползают, держа ротовую поверхность всегда вверх.

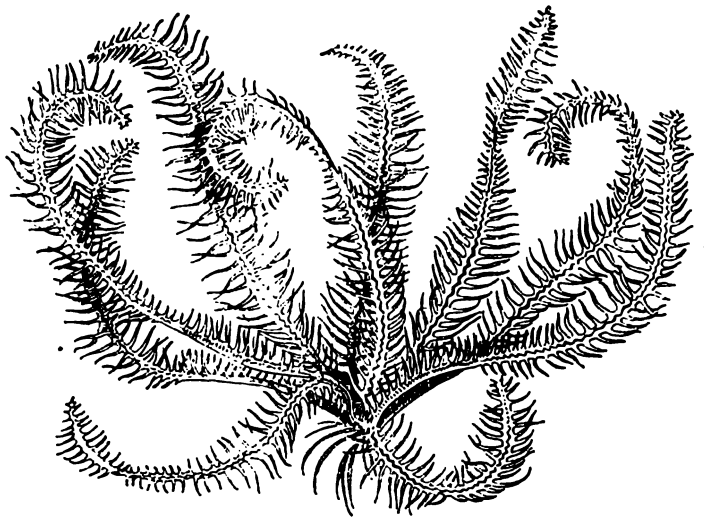


Рис. 126. Бесстебельчатая морская лилия Antedon bifida.

Если какую-нибудь коматулиду перевернуть ртом к субстрату, то она снова быстро принимает правильное положение. Большинство коматулид постоянно отрываются от опоры и некоторое время плавают, грациозно поднимая и опуская то одни, то другие лучи. Многолучевые особи при плавании используют попеременно разные секции лучей, и у них все руки принимают участие в движении. Двигаются коматулиды примерно со скоростью 5 м/мин, делая при этом около 100 взмахов лучами, но способны проплывать лишь небольшое расстояние. Плавание у них носит пульсирующий характер, т. е. плавают они с остановками, так как быстро утомляются и некоторое время отдыхают. Считают, что за один прием коматулиды проплывают не более 3 м. После отдыха они снова плывут, пока не найдут подходящего места для прикрепления. Прикрепляются коматулиды к субстрату с помощью цирр, число, внешний вид, длина и характер которых весьма зависят от места обитания различных видов. Например, живущие на мягких илах коматулиды имеют длинные тонкие, почти прямые цирры, способные покрывать большие пространства грунта и обеспечивающие хорошую «якорную стоянку». Напротив, морские лилии, живущие на жестких грунтах, снабжены короткими, сильно изогнутыми циррами, крепко охватывающими камни или другие твердые предметы. В движении большинства коматулид цирры участия не принимают.

Лишь немногие коматулиды безразличны к свету, например Tropiometra carinata. Значительная часть видов предпочитает жить в затененных местах и избегает действия прямого солнечного света. Если камень повернуть к свету той стороной, к которой прикрепились коматулиды, то они довольно быстро перемещаются на его затененную часть.

Самое обширное семейство рассматриваемого отряда — семейство *антедонид* (Antedonidae) — насчитывает свыше 130 видов, относящихся к 46 родам. Встречаются антедониды всюду, от литорали до глубины 6000 м, и весьма обычны в умеренной зоне. Среди них преобладают 10-лучевые особи, тогда как многолучевые весьма редки. Очень известный и ранее обширный род *антедонов* (Antedon) сейчас включает только 7 европейских видов. Все виды этого рода очень близки между собой и различаются главным образом характером лучей, длиной и толщиной цирр и пиннул.

В Атлантическом океане у берегов Великобритании, Ирландии, Франции, Португалии, вплоть до Азорских островов на глубинах от 5 до 450 м можно встретить A. bifida. Эта морская лилия часто прикрепляется короткими, сильно изогнутыми циррами к прутьям корзин, опускаемых на дно для ловли крабов, а у берегов Франции в больших количествах поселяется на корневищах и стеблях морских водорослей. Окраска A. bifida чрезвычайно варьирует: наряду с интенсивно пурпурными особями встречаются розовые, желтые или оранжевые, а иногда и пятнистые. Тонкие, гибкие лучи бывают длиной до 12,5 см. Они очень хрупкие и при малейшем прикосновении легко обламываются. Очень редко можно встретить экземпляр, у которого имелись бы все 10 рук в полной сохранности, почти всегда один или несколько лучей находятся в состоянии регенерации. Регенерационная способность у антедонов столь велика, что если разрезать животное на 2 части, то каждая часть восстанавливает недостающую, а содранный с чашечки оральный диск вскоре замещается новым, с ротовым и анальным отверстиями и приводящими бороздками. Регенерация не происходит только тогда, когда у животного отрезаны все руки. В этом случае оно лишается возможности питаться и гибнет.

При питании антедон прочно прикрепляется циррами к субстрату и вытягивает руки с расправленными под прямым углом пиннулами в стороны, образуя своеобразную сеть. Способ приема пищи этими морскими лилиями изучил Гислен.

Гислен наблюдал в аквариуме за североатлантическим видом A. petasus. Голодные антедоны сидели с раздвинутыми лучами, расправленными пиннулами и полностью выпрямленными амбулакральными ножками. Как только пища попадала в аквариум, морская лилия приходила в активное состояние: обычно закрытые амбулакральные борозды раскрывались, замкнутый до этого рот становился округлым, амбулакральные ножки наклонялись к борозде и сбрасывали в нее попавшую на них пищу. Стоило частицам пищи и мелким организмам попасть в борозду, как они сразу начинали обволакиваться выделяемой железистыми клетками борозды клейкой слизью

и вместе с ней благодаря движению ресничек направлялись по бороздам в рот. Гислен выяснил, что в интерамбулакрах ротового диска антедона имеется и обратный ток слизи, направленный к краям диска. Благодаря этому току остатки пищи сбрасываются и диск очищается от загрязнений. Анализ пищи показал, что она состояла из смеси детрита, планктона и мелких бентосных организмов. Встречается эта морская лилия у берегов Норвегии, Исландии, Великобритании на глубинах от 20 до 325 м. В отличие от других близких видов, A. petasus откладывает яйца прямо в воду, не прикрепляя их к пиннулам рук, как делают, например, *средиземноморский антедон* (A. mediterranea) и *адриатический антедон* (A. adriatica). У этих видов размножение начинается весной или летом в зависимости от места обитания, оплодотворенные яйца при помощи слизи подвешиваются к пиннулам самки, где находятся около 5 дней. Из яйца вылупляется вполне развитая личинка с пятью ресничными шнурами.

В Атлантическом океане часто встречаются представители и другого рода коматулид — *лептометр* (Leptometra). Так, на илистом грунте на глубине около 50 м у берегов Великобритании живет L. celtica, легко узнаваемая по зеленой или синеватой окраске и очень длинным, тонким «корешкам» — циррам. Такие длинные цирры, распластанные по субстрату, дают лептометре возможность жить на мягких, вязких грунтах, не проваливаясь.

В наших морях весьма обычна *холодноводная гелиометра* (Heliometra glacialis). Эта крупная 10-лучевая желтоватого цвета морская лилия (рис. 123, табл. 32) распространена на глубинах от 10 до 1300 м во всех арктических морях, в северной части Атлантического океана, а также в Японском и Охотском морях. Дальневосточные экземпляры очень крупные, длина их лучей может достигать 35 см, на глубинах от 150 до 600 м местами гелиометры образуют большие скопления.

Близкие к холодноводной гелиометре очень крупные морские лилии, например Florometra antarctica, живут в Антарктике.

Среди антарктических морских лилий имеются виды, проявляющие заботу о потомстве. У морских лилий рода *фриксометр* (Phrixometra) эмбрионы развиваются в выводковых сумках (камерах), причем у разных видов степень развития эмбрионов неодинакова. Так, у самок Ph. longipinna выводковые камеры располагаются вдоль пиннул и в них размещаются многочисленные эмбрионы, находящиеся на одной стадии развития. Как только у них образуются ресничные шнуры, они покидают материнский организм и в воде проходят стадию пентакринуса. У другого антарктического вида — живородящей фриксометры Ph. nutrix — эмбрионы в выводковых сумках матери проходят все стадии развития, включая стадию пентакринуса. На самках этого вида можно видеть маленьких пентакринусов, прикрепленных стеблем к выводковым сумкам матери (рис. 124). Покидает материнский организм вполне сформированная маленькая морская лилия.

Вынашивание молоди в выводковых сумках приводит к развитию полового диморфизма. У представителей подсемейства Isometrinae, живущих в антарктических водах, половые пиннулы самок, в которых вынашивается молодь, расширяются в виде свода, у самцов же пиннулы остаются неизмененными. По этим признакам сразу можно определить пол, например у особей *живородящей изометры* (Isometra vivipara). В крупных сводчатых пиннулах этой морской лилии развиваются богатые желтком яйца вплоть до образования личинкой ресничных шнуров. Затем личинка выходит из выводковой сумки, но период ее плавания чрезвычайно кратковремен: она тут же оседает на цирры взрослой особи, где и проходит следующую стадию развития.

У видов, проявляющих заботу о потомстве, число производимых яиц резко сокращается. Например, у антарктического вида Notocrinus virilis из семейства *нотокринид* (Notocrinidae) в выводковых сумках часто обнаруживают всего двух-трех эмбрионов, находящихся на одной стадии развития. Оплодотворенные яйца попадают в выводковые сумки через разрыв стенки между яичником и выводковой сумкой. Однако способ оплодотворения яиц у этих морских лилий до сих пор не выяснен.

Подобную заботу о потомстве проявляют представители и других семейств коматулид, но мы здесь хотим обратить внимание только на наиболее интересные с точки зрения биологии или распространения виды.

Чрезвычайно привлекательны внешним видом морские лилии семейства *комастерид* (Comasteridae). Это обширнейшее семейство насчитывает около 100 видов, относящихся к 19 родам. Среди них преобладают многолучевые формы с длиной рук до 20—25 см, живущие в прибрежных водах тропиков. Пестрая или яркая окраска усиливает сходство этих животных с цветами (табл. 30, 31). Представители этого семейства отличаются от других свободноживущих морских лилий тем, что рот у них сдвинут к краю диска, а анус занимает центральное положение. Другой отличительной чертой комастерид являются своеобразные ротовые пиннулы. Они длинные, состоят из многочисленных коротких, сжатых с боков сегментов, на верхней стороне которых расположены зубцы, придающие концам пиннул пильчатый вид. Очевидно, это приспособление для захвата или даже разрезания мелких объектов, но наблюдений подобного рода пока еще очень мало. Гислен высказал предположение, что благодаря пиннулам такого строения комастериды имеют дополнитель-

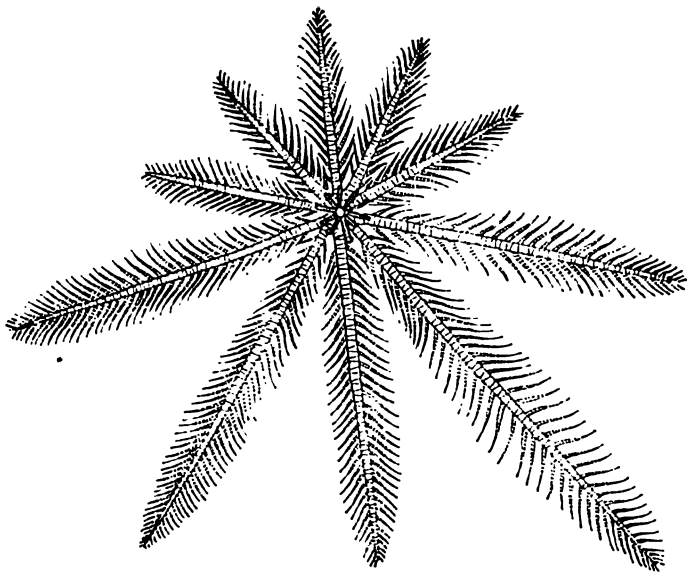


Рис. 127. Морская лилия Comatula pectinata (вид с аборальной стороны).

ный способ питания. Они не только пользуются пищей, пассивно поступающей в рот по желобкам рук, но и, в отличие от других коматулид, могут активно захватывать пильчатыми пиннулами мелких животных и передавать их на приводящие желобки. Это предположение подтверждается еще и тем, что амбулакральная система у комастерид частично редуцирована, а кишечник в несколько раз длиннее, чем у прочих бесстебельчатых лилий.

Довольно часто среди комастерид попадаются виды с разной длиной рук. Различают более длинные передние (ловчие) руки и более короткие задние, несущие половые продукты. Морские лилии с таким строением рук, например Comatula pectinata, прочно прикрепляются ко дну и расправляют веером перпендикулярно течению ловчие руки с хорошо развитыми амбулакральными бороздками.

Комастериды — медлительные животные, очень редко удавалось видеть их плавающими. К л а р к наблюдал в Торресовом проливе, как комастериды отрываются от субстрата, медленно и с трудом ползут. Происходит это следующим образом: часть рук вытягивается, захватывает подходящий объект вершинами пиннул, выделяя при этом клейкий секрет. Затем зацепившиеся руки сокращаются и животное подтягивается, одновременно отталкиваясь от субстрата свободными руками. Таким способом комастерида передвигается со скоростью около 40 м/ч, пока не найдет подходящее для прикрепления место. Если морская лилия имеет лучи разной длины (это наблюдается у тропической Comatula purpurea), то длинные руки всегда используются для вытягивания и прикрепления к объекту, а короткие — для отталкивания от субстрата при подтягивании тела.

Обычно большинство комастерид прикрепляется к грунту с помощью цирр, но у некоторых видов, живущих на коралловом песке, цирры редуцируются, центральный конус чашечки превращается в плоский пятиугольник, лежащий почти в одной плоскости с лучами. Такие лилии, например Comatula rotolaria, распространенная на коралловых рифах в районе Малайского архипелага, просто лежат на песке. Полную редукцию цирр можно наблюдать и у 190-лучевой Comathina schlegeli, обитающей близ Филиппинских островов.

У разных экземпляров многолучевых комастерид одного и того же вида число рук может варьировать. Весьма обычная на литорали Малайского архипелага пестрая Comatella stelligera (табл. 30) имеет от 12 до 43 лучей.

У некоторых тропических комастерид вымет половых продуктов связан с фазами луны. Было замечено, что живущий на литорали южной части Японского моря *японский комантус* (Comanthus japonicus) откладывает яйца один раз в год в первой или последней четверти. Вымет половых продуктов всегда происходит вечером, самцы первые выпускают сперму, что стимулирует самок к откладыванию яиц. Яйца выводятся наружу через разрыв наиболее тонких участков покровов пиннул, причем все руки многолучевой морской лилии выпускают половые продукты одновременно. Оплодотворенные яйца заключаются в оболочку, часто снабженную различными шипами, иглами и т. д. Под прикрытием этой оболочки происходит развитие яйца до стадии личинки, снабженной ресничными шнурами.

Ярко окрашенных морских лилий, живущих в тропиках, можно встретить и в других семействах отряда коматулид. Очень красива Amphimetra discoidea, широко распространенная от Японии до Австралии на глубине от 5 до 35 м. Этот представитель большого семейства *химерометрид* (Himerometridae), насчитывающего около 50 видов, имеет 10 крупных коричнево-желтых лучей. Stephanometra spicata (табл. 31) из семейства *мариметрид* (Marimetridae) имеет 20 лучей, окрашенных в красно-желтый цвет.

ПОДТИП ЭХИНОЗОИ

(ECHINOZOA)

В этом подтипе 2 класса: *морские кубышки*, или *морские огурцы* (Holothurioidea), и *морские ежи* (Echinoidea).

КЛАСС МОРСКИЕ КУБЫШКИ, ИЛИ МОРСКИЕ ОГУРЦЫ

(HOLOTHURIOIDEA)

Морскими кубышками, *голотуриями* или *морскими огурцами* (табл. 33—35) называют животных, тело которых при малейшем прикосновении сильно сжимается, после чего у многих форм оно становится похожим на старинную кубышку или огурец. Известно около 1100 видов морских кубышек.

Название «морские огурцы» этим животным дал еще Плиний, а описание некоторых видов принадлежит Аристотелю.

Голотурии интересны внешними особенностями, яркой окраской, занятным образом жизни и некоторыми повадками, кроме того, они имеют довольно существенное хозяйственное значение. Свыше 30 видов и разновидностей голотурий человек использует в пищу. Съедобные голотурии, которых часто называют трепангами, давно ценились как очень питательное и целебное блюдо, поэтому промысел этих животных практикуется со времен глубокой древности. Главные промыслы трепангов сосредоточены преимущественно у берегов Японии и Китая, в водах Малайского архипелага, у островов тропической части Тихого океана, вблизи Филиппинских островов. Менее значительные промыслы трепангов ведутся в Индийском океане, в Красном море, у берегов Америки, Африки, Австралии и Италии. В дальневосточных морях добывают 2 вида съедобных голотурий (Stichopus japonicus и Cucumaria japonica), которые идут на приготовление консервов и сушеных продуктов. В пищу чаще употребляется кожно-мышечный мешок голотурий, предварительно подвергнутый длительной обработке путем варки, сушки, а в некоторых странах и копчения. Из таких полуфабрикатов готовят бульоны, рагу. В Италии рыбаки едят жареных голотурий, не подвергая их предварительной сложной обработке. В сыром виде съедобных голотурий используют в пищу в Японии, где их, после удаления внутренностей, нарезают ломтиками и заправляют соевым соусом и уксусом. Кроме кожно-мышечного мешка, жители Японии и островов Тихого океана используют в пищу кишечник и гонады съедобных голотурий, которые ценятся дороже. Некоторые современные европейские фирмы изготавливают из голотурий различные консервы, пользующиеся большим спросом. Мировой промысел Stichopus japonicus в 1981 г. составил 8098 млн. т. Помимо промысла практикуется и разведение голотурий, в частности и у нас на Дальнем Востоке.

Голотурии представляют собой довольно крупных животных, средние размеры которых от 10 до 40 см. Однако среди них встречаются и карликовые виды, едва достигающие нескольких миллиметров, и настоящие гиганты, длина тела которых при сравнительно небольшом диаметре — около 5 см — может достигать 2 м, а иногда даже 5 м. По форме тела голотурии весьма отличаются от представителей других классов иглокожих. Большинство из них скорее напоминает крупных червей, но некоторые виды имеют почти цилиндрическое или веретенообразное, а иногда шарообразное или несколько уплощенное тело, несущее на спине различные выросты (табл. 33, 34, 35).

Несмотря на такую форму тела, у голотурий почти всегда довольно четко можно различить спинную и брюшную стороны, правда, их брюшная сторона морфологически не соответствует таковой других двустороннесимметричных животных. Они фактически ползают на боку, ротовым концом вперед, поэтому названия «брюшная» и «спинная» стороны условны, но вполне оправданы. У многих форм брюшная сторона бывает более или менее сильно уплощена и приспособлена для ползания. К брюшной стороне относятся 3 радиуса и 2 интеррадиуса, поэтому ее часто называют т р и в и у м, а спинная сторона, или б и в и у м, состоит из 2 радиусов и 3 интеррадиусов. Расположение ножек на теле морских кубышек еще более усиливает разницу между спинной и брюшной сторонами, так как сильно сократимые ножки тривиума, сосредоточенные на радиусах или иногда встречающиеся и на интеррадиусах,

снабжены присосками и служат для движения животного, тогда как ножки бивиума часто теряют двигательную функцию, лишаются присосок, становятся более тонкими и несут уже чувствительные функции.

Никакого обособления головы у голотурий нет, хотя у ряда форм, например у глубоководных представителей отряда боконогих голотурий, можно заметить некоторое отделение переднего конца от остального тела, поэтому иногда его называют головным.

Рот, лишенный каких-либо приспособлений для размельчения пищи и замкнутый околоротовым сфинктером, расположен на переднем конце тела или слегка сдвинут на брюшную сторону; анус помещается на заднем конце. У сравнительно немногих форм, которые зарываются в ил или прикрепляются к скалам, рот и анальное отверстие перемещаются на спинную сторону, придавая животному шарообразную, колбообразную или сводчатую форму.

Очень характерны для всех голотурий щупальца, окружающие рот, являющиеся видоизмененными амбулакральными ножками. Число щупалец колеблется от 8 до 30, а их строение у представителей разных отрядов неодинаково (рис. 128). Щупальца бывают древовидно разветвленными и сравнительно крупными, охватывающими большое водное пространство при ловле добычи, либо более короткими, щитовидными, напоминающими цветочки и предназначенными главным образом для сбора питательного материала с поверхности грунта, либо простыми с разным числом пальцевидных отростков, либо перистыми, помогающими при зарывании голотурии в грунт. Все они, подобно амбулакральным ножкам, связаны с каналами водоносной системы и имеют существенное значение не только для питания, движения, но и для осязания, а в отдельных случаях и для дыхания.

Другой отличительной чертой морских кубышек является наличие у большинства форм мягких кожных покровов. Только немногие представители отрядов древовиднощупальцевых голотурий и дактилохиротид имеют заметный невооруженным глазом наружный скелет в виде пластинок, плотно прилегающих друг к другу и образующих подобие панциря. Скелет кожи остальных голотурий состоит из микроскопических известковых пластинок весьма причудливой и удивительно красивой формы (рис. 129). Мы можем встретить наряду с гладкими пластинками, содержащими небольшое количество отверстий, ажурные «корзиночки», «бокалы», «палочки», «пряжки», «теннисные ракетки», «башенки», «крестики», «колесики», «якоря». Кроме кожи тела, известковые пластиночки могут быть найдены в щупальцах, околоротовой мембране, амбулакральных ножках, половых органах. Только у немногих видов известковые пластиночки отсутствуют, для большинства же видов они характерны и играют важную роль при определении.

Самое крупное скелетное образование находится внутри тела голотурии и окружает глотку. Глоточное известковое кольцо голотурий бывает разнообразной формы: с отростками или без них, цельными или мозаичными и т. д., но, как правило, состоит из 10 кусочков, 5 из которых соответствуют радиусам животного, 5 — интеррадиусам. У ряда форм глоточное кольцо служит местом прикрепления пяти лентовидных мышц (мускулов-ретракторов), втягивающих внутрь передний конец тела вместе с щупальцами. Расправление переднего конца тела и вытягивание щупалец обеспечивается действием других пяти лентовидных мышц (мускулов-протракторов), прикрепленных к глоточному кольцу рядом с ретракторами.

Мускулатура у морских кубышек достаточно развита и усиливает прочность их покровов. Их кожно-мышечный мешок состоит из слоя поперечных мышц и пяти пар продольных мышечных лент, располагающихся по радиусам. При помощи такой сильной мускулатуры некоторые голотурии двигаются, зарываются в грунт и сильно сокращают тело при малейшем раздражении.

Внутреннее строение морских кубышек уже было рассмотрено при характеристике типа (рис. 120, *А*). Следует, пожалуй, только обратить внимание на особое защитное приспособление — к ю в ь е р о в ы о р г а н ы, имеющиеся у отдельных групп голотурий, и на специальные органы дыхания — в о д н ы е л е г к и е.

Кювьеровы органы развиты у разных представителей отряда щитовиднощупальцевых голотурий. Они представляют собой железистые трубковидные образования, впадающие в расширение заднего отдела кишечника — клоаку. При раздражении животного они способны выбрасываться через клоаку наружу и прилипать к раздражающему предмету.

С клоакой общим протоком соединены и водные легкие, отсутствующие у боконогих и безногих голотурий. Они представляют собой два сильно разветвленных ствола, расположенных слева и справа от клоаки и связанных со стенкой тела и петлями кишечника очень тонкими мускулистыми и соединительнотканными тяжами. Водные легкие могут быть ярко окрашены в оранжевые тона и занимают значительную часть полости тела животного. Конечные боковые веточки легочных стволов образуют тонкостенные ампулообразные расширения, и довольно часто левое водное легкое бывает опутано сетью кровеносных сосудов. Стенки водных легких снабжены сильно развитой мускулатурой, расслабление которой ведет к расширению полости легкого и втягиванию морской воды через клоаку внутрь, а сокращение — к

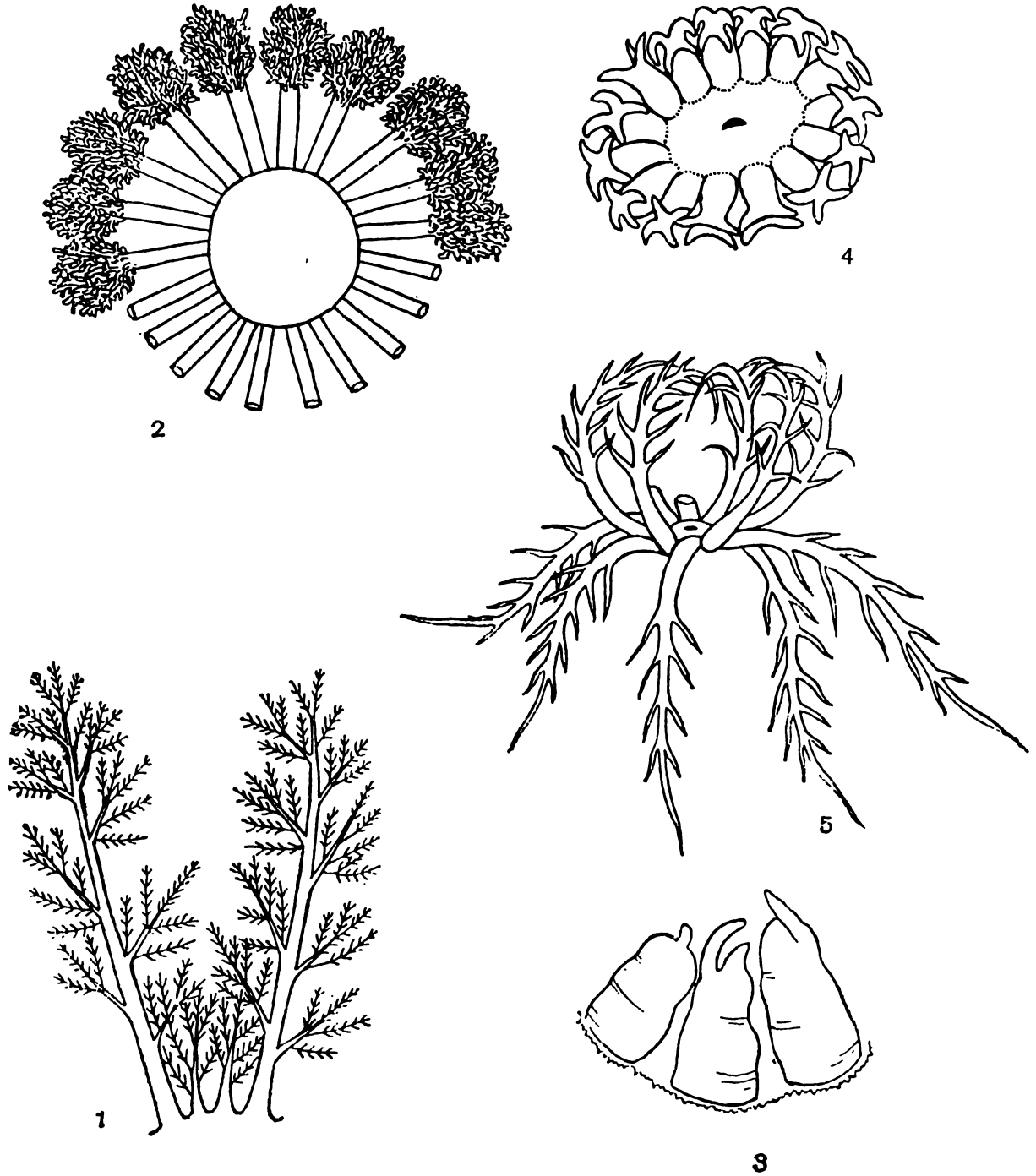


Рис. 128. Схема строения ротовых щупалец различных отрядов голотурий:

1 — древовидные щупальца (отряд Dendrochirota); *2* — щитовидные щупальца (отряд Aspidochirota); *3* — рукавидные щупальца некоторых представителей отряда Elasipoda; *4* — пальцевидные щупальца (отряд Molpadonia); *5* — перистые щупальца (отряд Apoda).

выталкиванию воды из легкого. Таким образом, благодаря ритмичным сокращениям и расслаблениям клоаки и водных легких морская вода заполняет мельчайшие разветвления последних, а растворенный в воде кислород через их тонкие стенки проникает в жидкость полости тела и разносится ею по всему организму. Очень часто через водные легкие происходит выделение ненужных организму веществ. Тонкие стенки водных легких легко разрываются, и амебоциты, нагруженные продуктами распада, выводятся наружу.

Почти все голотурии раздельнополы, гермафродиты среди них очень редки, причем их больше всего в отряде безногих голотурий. Обычно у гермафродитов половые железы вырабатывают сначала мужские половые клетки — сперматозоиды, а затем женские — яйца; но имеются виды, у которых в одной половой железе развиваются одновременно и мужские и женские половые про-

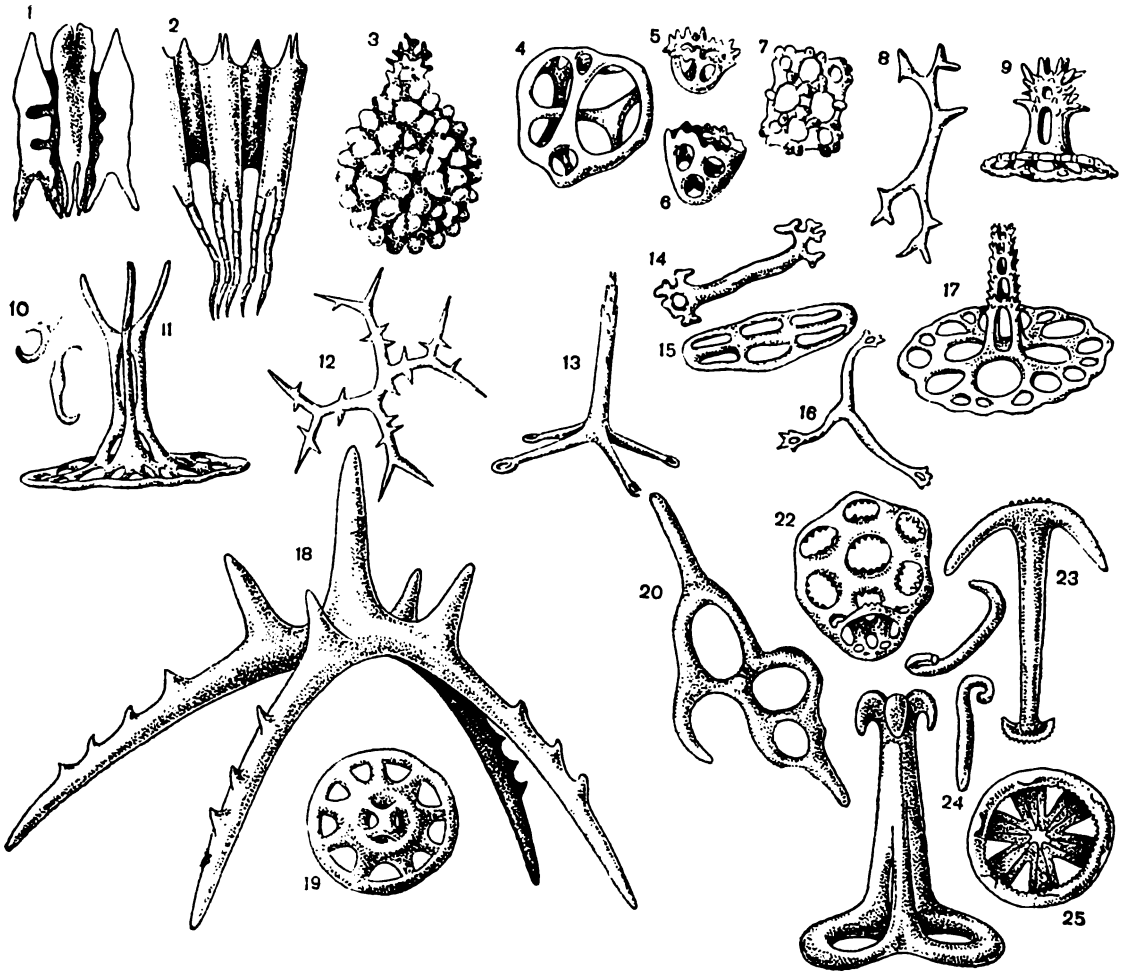


Рис. 129. Скелетные элементы голотурий:

1, 2 — части глоточного кольца древовиднощупальцевых голотурий; *3—25* — пластинки кожи: *3—8* — древовиднощупальцевых голотурий, *9—17* — щитовиднощупальцевых голотурий, *18, 19* — боконогих голотурий, *20, 21* — бочонкообразных голотурий, *22—25* — безногих голотурий.

дукты. Например, Labidoplax buskii (из отряда безногих голотурий), живущая в северных районах Атлантического океана, размножается у берегов Швеции осенью, с октября по декабрь. В ее гермафродитной половой железе в это время года находятся одинаково зрелые и женские и мужские половые клетки, но каждая голотурия выпускает в воду сначала яйца, а через день-два — сперму, или наоборот. Выпуск половых продуктов в воду может происходить с интервалами, небольшими порциями. Многочисленные наблюдения показали, что голотурии выметывают половые продукты вечером или ночью. Видимо, темнота является стимулом для нереста. Чаще размножение происходит весной или летом и связано с температурой, но известны виды, у которых зрелые половые продукты могут быть найдены в течение всего года, однако максимальное их развитие, например у Holothuria tubulosa, наблюдается в августе или сентябре. Сроки нереста различны не только для разных видов, но и для одного и того же вида, если у него большой ареал. Так, очень часто встречающийся в Баренцевом и Карском морях морской огурец Cucumaria frondosa размножается в этих морях в июне — июле, а у берегов Великобритании и Норвегии в феврале — марте.

Обычно половые продукты выводятся в воду, где яйца оплодотворяются и развиваются. После их дробления образуется свободноплавающая личинка аурикулярия (рис. 121).

Многие аурикулярии имеют сравнительно крупные размеры — от 4 до 15 мм. У ряда голотурий личинки, прежде чем стать похожими на взрослый организм, проходят еще одну личиночную бочонкообразную стадию — д о л и о л я р и ю, а затем последнюю личиночную стадию, называемую п е н т а к т у л о й.

Однако не все голотурии развиваются таким путем. Сейчас известно свыше 30 видов морских кубышек, которые проявляют заботу о потомстве и вынашивают молодь. У таких видов, распространенных главным образом в холодных водах, стадия свободноплавающей личинки утрачивается и яйца развиваются либо за счет большого коли-

чества желтка, либо получая питание непосредственно от материнского организма. В самом простом случае яйца и молодь развиваются на поверхности тела матери, например под защитой разросшихся скелетных пластинок, или в набухших кожных валиках спины, или просто прикрепившись к ползательной подошве (табл. 41). Дальнейшие изменения привели к образованию кожных углублений, внутренних выводковых камер, вдающихся во вторичную полость тела, а у ряда ветвистощупальцевых и безногих голотурий —к развитию молоди до поздних стадий непосредственно в полости тела самки. Во всех этих случаях пол голотурий легко различим, тогда как обычно это сделать почти невозможно.

У голотурий описаны единичные случаи бесполого размножения, когда животное делится пополам и каждая половина восстанавливает недостающую.

Живут голотурии, как и все иглокожие, исключительно в морях, но по сравнению с остальными классами этой группы животных они менее чувствительны к опреснению воды. Так, из иглокожих в сильно опресненном Черном море встречаются главным образом голотурии, а некоторые представители безногих голотурий могут жить даже в слабосоленой воде мангровых болот.

Морские кубышки — донные животные, они обычно медленно ползают по дну с помощью амбулакральных ножек, щупалец или мускульных сокращений тела, реже закапываются в грунт. Известны и случаи плавания над поверхностью грунта, но только для очень немногих форм, а несколько видов боконогих голотурий семейства *пелаготуриид* (Pelagothuriidae) всю жизнь проводят плавая в воде, правда, на довольно значительных глубинах, являясь тем самым настоящими пелагическими формами (табл. 33).

Питаются голотурии мелкими животными, растениями и детритом. Будучи малоподвижными животными, они почти беззащитны против различных паразитов и комменсалов. Разнообразные инфузории, грегарины поселяются на поверхности тела, в водных легких, в кишечнике, в полости тела и даже в кровеносных лакунах морских кубышек, получая от них кров, пищу, кислород без «оплаты», в свою очередь, этих услуг. Но не только простейшие организмы используют голотурий. Иногда существенный вред голотуриям причиняют различные черви, моллюски, ракообразные и даже рыбы, поселяющиеся на поверхности или в полости их тела, в кишечнике, в полиевых пузырях, в различных других органах.

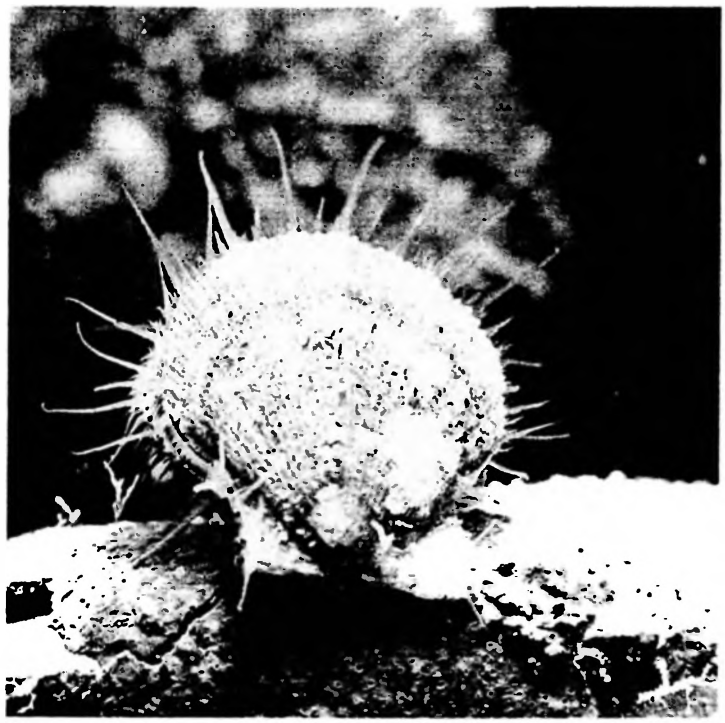
Голотурии разделяются на 6 отрядов: *древовиднощупальцевые голотурии* (Dendrochirota), *дактилохиротиды* (Dactylochirotida), *щитовиднощупальцевые голотурии* (Aspidochirota), *боконогие голотурии* (Elasipoda), *бочонкообразные голотурии* (Molpadonia) и *безногие голотурии* (Apoda).

ОТРЯД ДРЕВОВИДНОЩУПАЛЬЦЕВЫЕ ГОЛОТУРИИ (DENDROCHIROTA)

Этот обширный и широко распространенный отряд объединяет наиболее примитивных представителей данного класса, обладающих лучше всего выраженной пятилучевой симметрией, древовидными щупальцами и амбулакральными ножками, имеющими присоски и служащими для движения. Основная масса видов этого отряда обитает главным образом в прибрежных водах и на глубинах до 500—1000 м, и только единичные виды опускаются на более значительную глубину. В пределах этого отряда можно наблюдать голотурий с весьма разнообразной формой тела, чрезвычайно приспособленной для обитания в различных условиях. Например, представители семейства *морских огурцов* (Cucumariidae), живущие на поверхности песчаного грунта, имеют червеобразное либо удлиненно-цилиндрическое тело с ротовым отверстием на переднем конце и анальным на заднем. А формы, закапывающиеся в грунт, приобретают изогнутую, U-образную форму тела, выставляя над поверхностью ротовое и анальное отверстия.

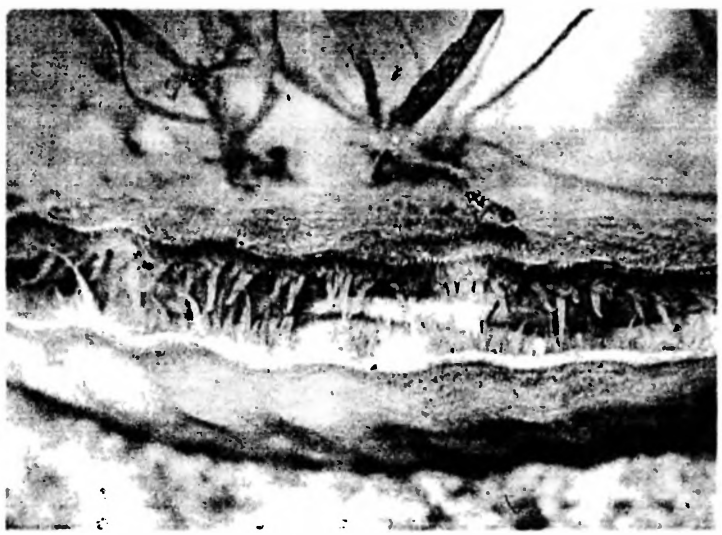
К семейству морских огурцов принадлежит промысловый *японский морской огурец* (Cucumaria japonica). Эта крупная голотурия, длиной до 40—50 см (табл. 28), темно-бурого или темно-фиолетового цвета разных оттенков, ведет малоподвижный образ жизни. Ее можно встретить на глубине от 1 до 100 м у берегов Японии, Сахалина, Курильских островов, в других районах Японского и Охотского морей, в северо-восточной части Желтого моря и вдоль западного побережья Северной Америки от острова Ситха до острова Ванкувер. Молодые особи японского морского огурца предпочитают заросли водорослей и прогреваемое летом мелководье, а более старые — глубины от 40 до 90 м и сравнительно открытые участки илистого или скалистого дна. Родовое название этой голотурии очень соответствует ее внешнему виду. Тело ее по форме напоминает огурец. Кожа в сжатом состоянии очень толстая, а торчащие ножки придают ей мелкобугристый вид. Брюшная сторона слегка приплюснута и несколько светлее спинной. Многочисленные амбулакральные ножки на брюшной стороне расположены по радиусам в 2—4 ряда, а на спинной стороне могут находиться как на радиусах, так и на интеррадиусах. Ножки брюшной стороны крупнее спинных, снабжены присосками и служат для движения. При движении животного, которое происходит ротовым концом тела вперед, они вытягиваются, прикрепляются к субстрату и, сокращаясь, продвигают вперед голотурию. Спинные ножки утрачивают двигательную функцию, лишены присосок, укорочены, и многие из них превращены в амбулакральные сосочки. Амбулакральные ножки япон-

Таблица 18. Двустворчатые моллюски морей СССР



1

2



3

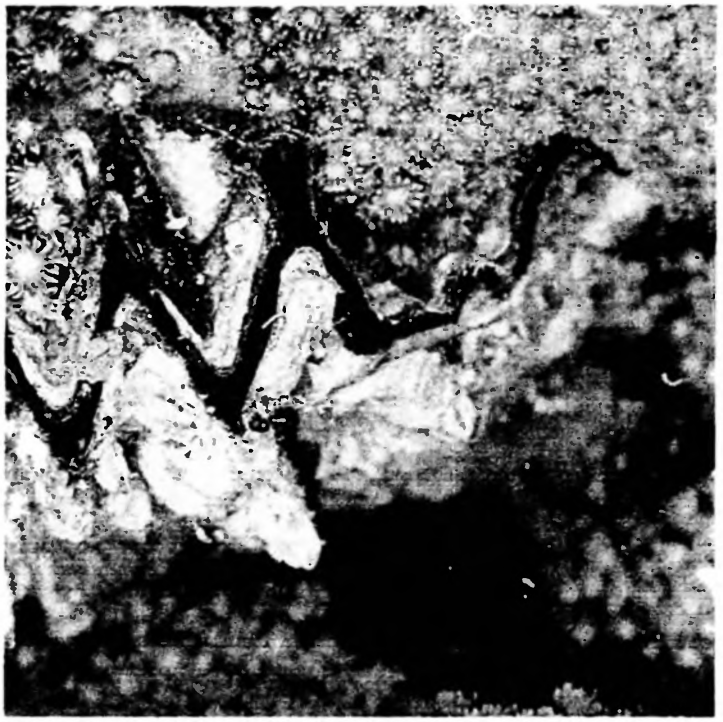
4

5

6

Таблица 19. Двустворчатые моллюски коралловых рифов

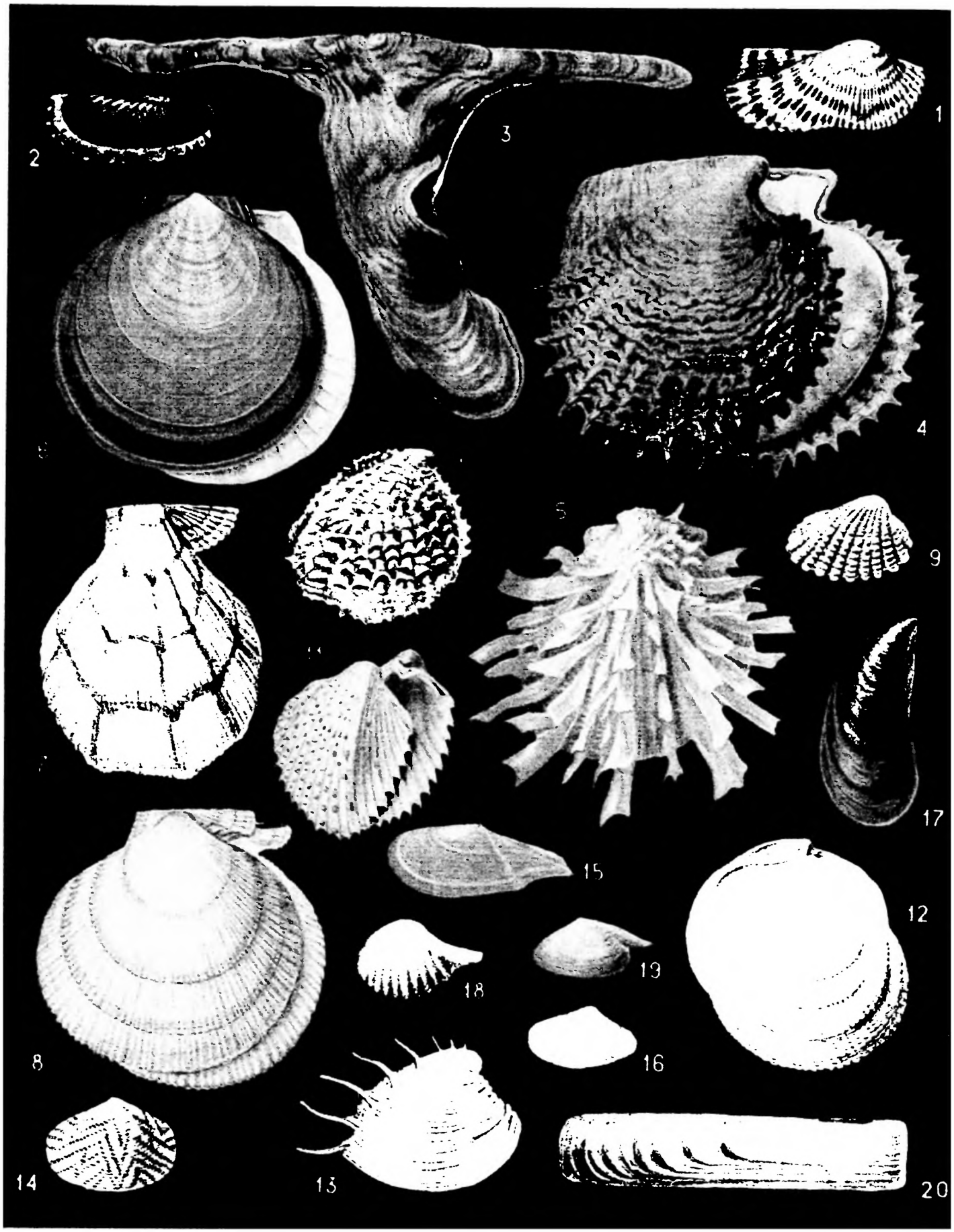
1

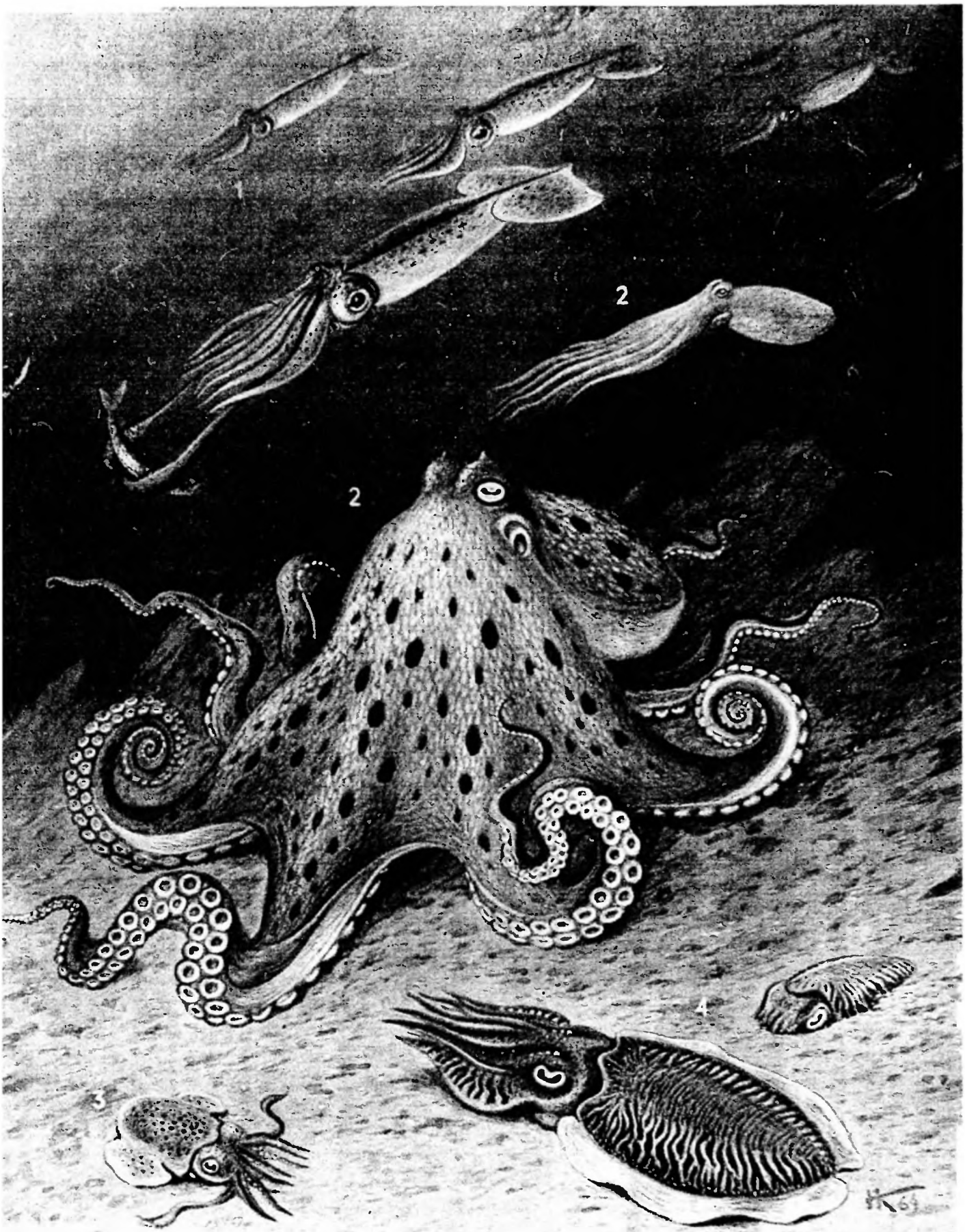


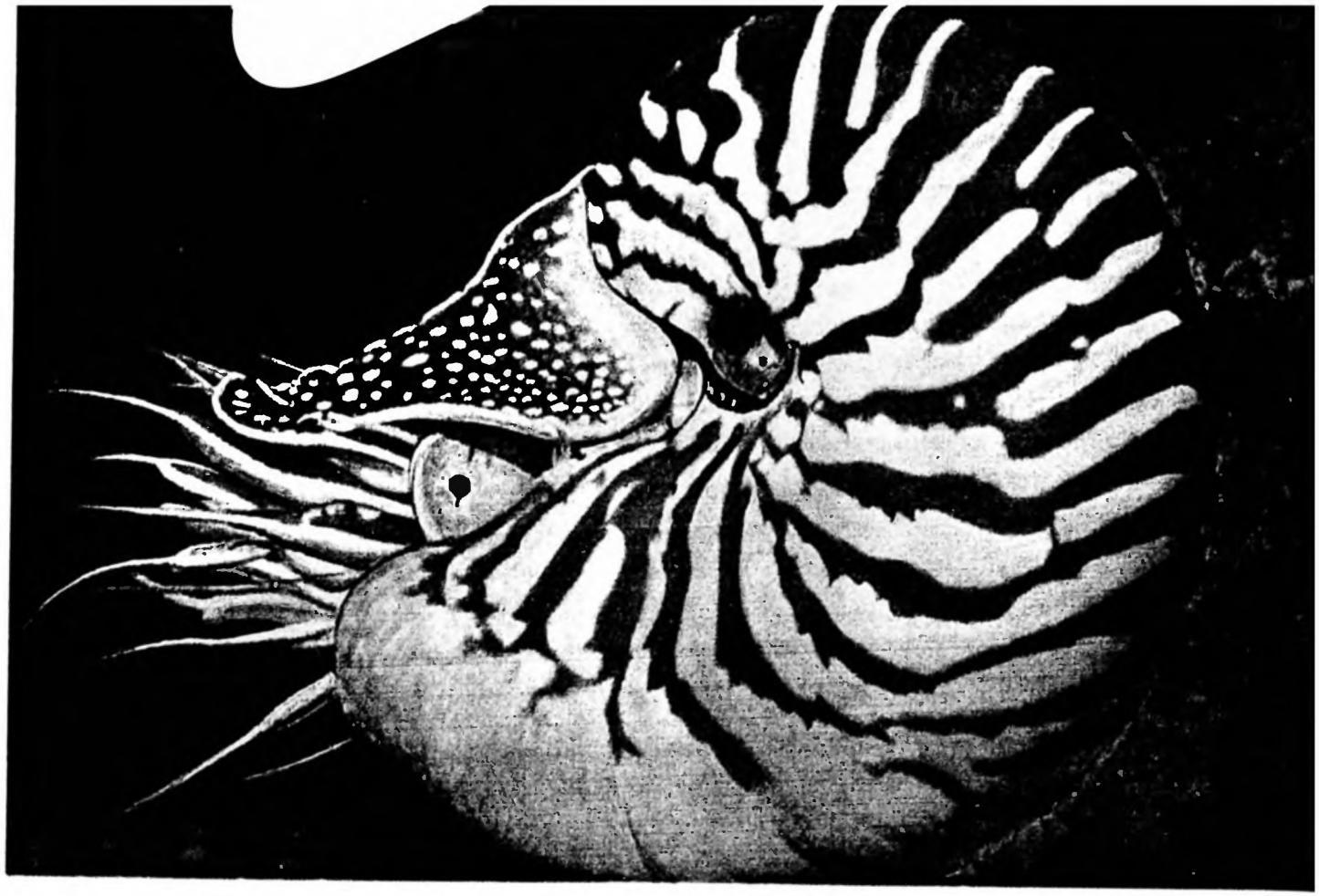
2

3

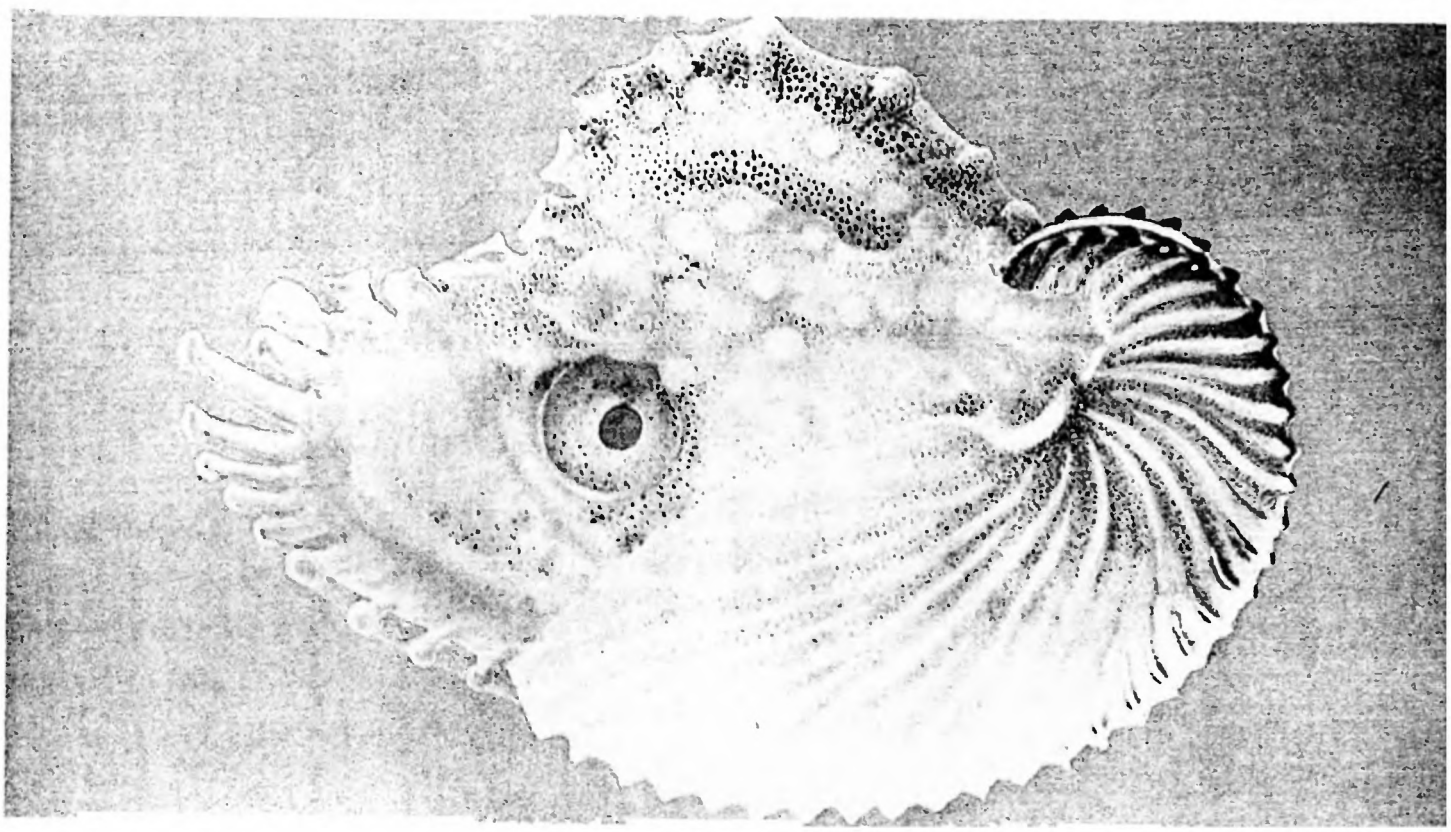
Таблица 20. Морские двустворчатые моллюски



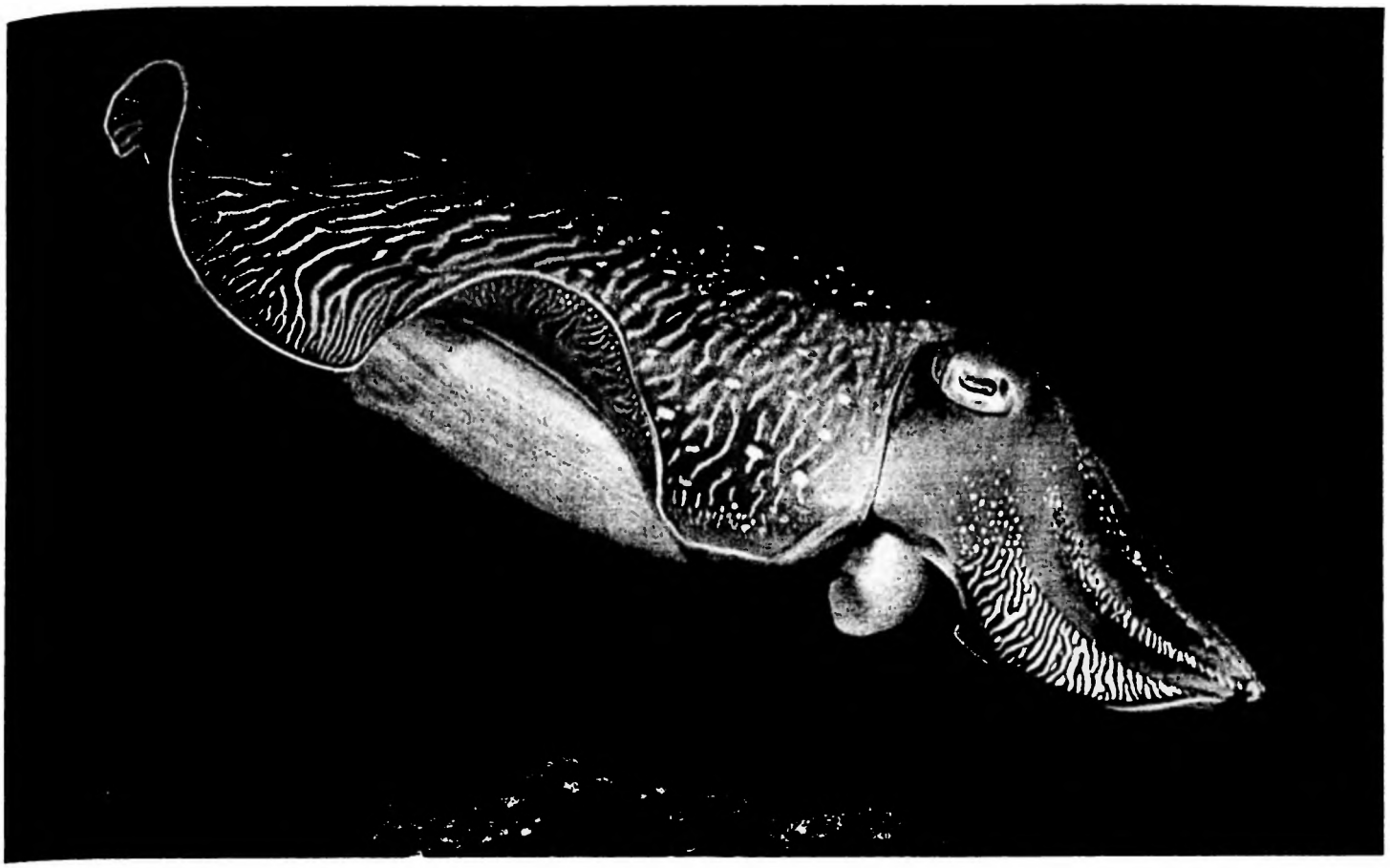

1
2
2
3
4



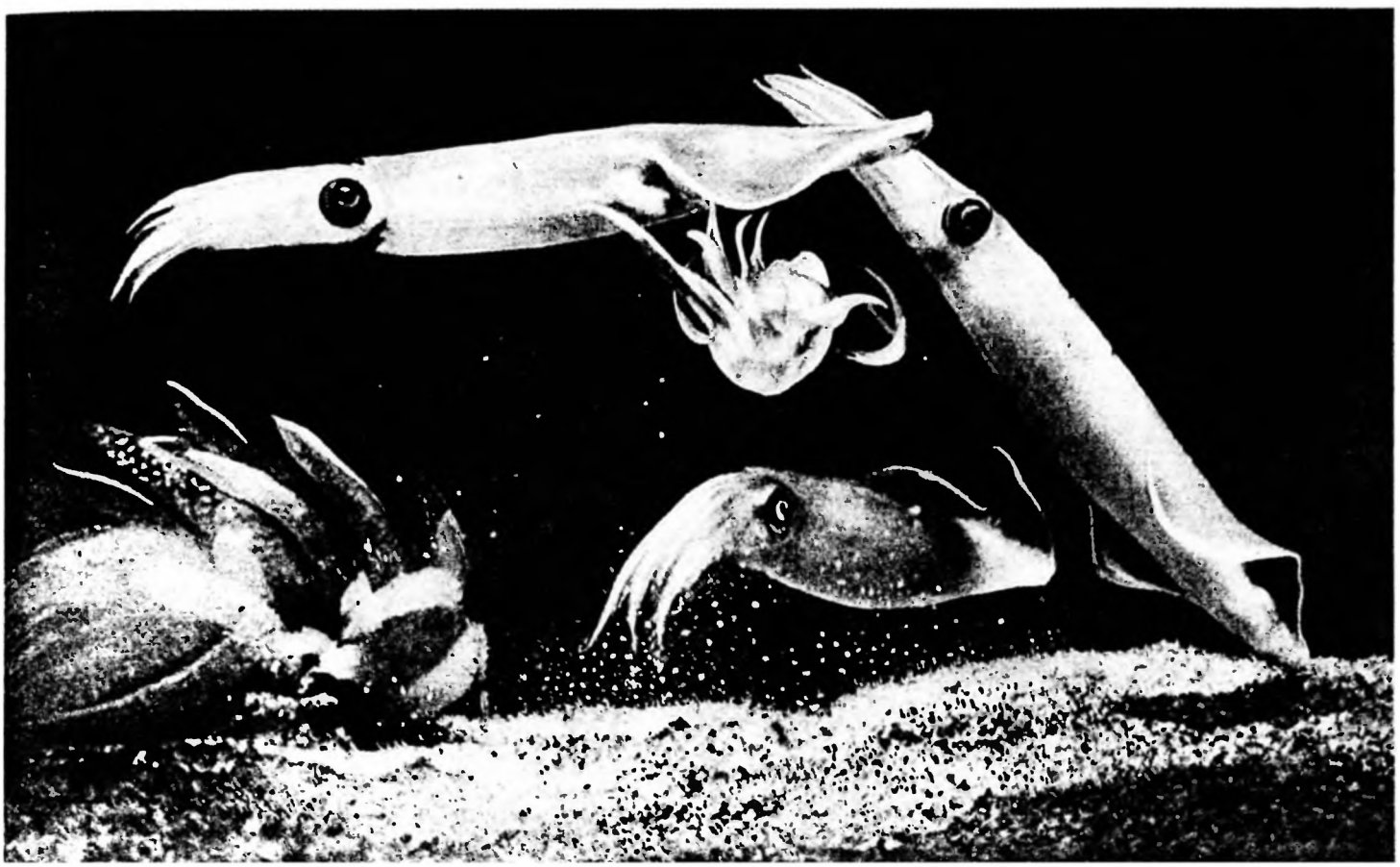
1



2

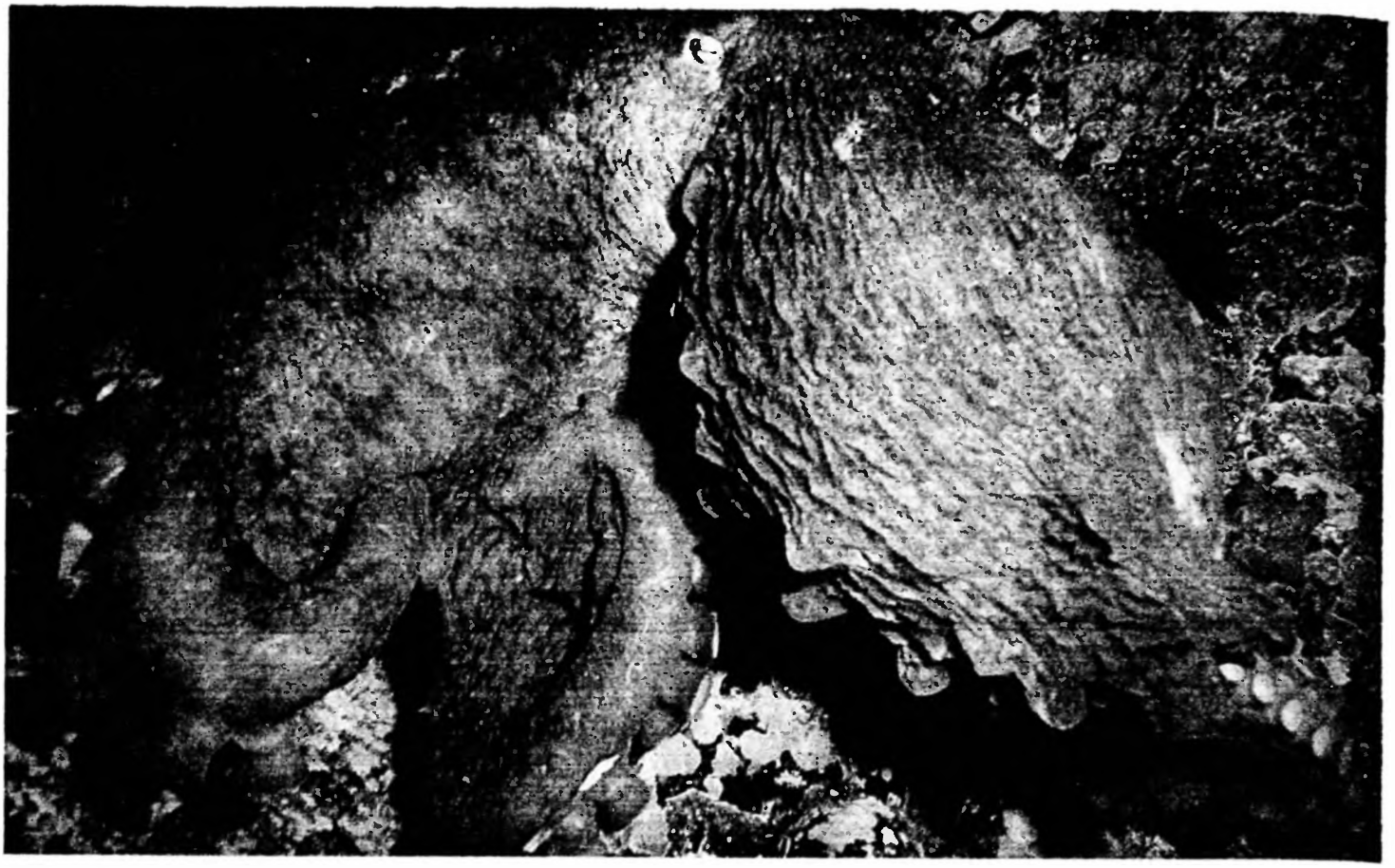


1

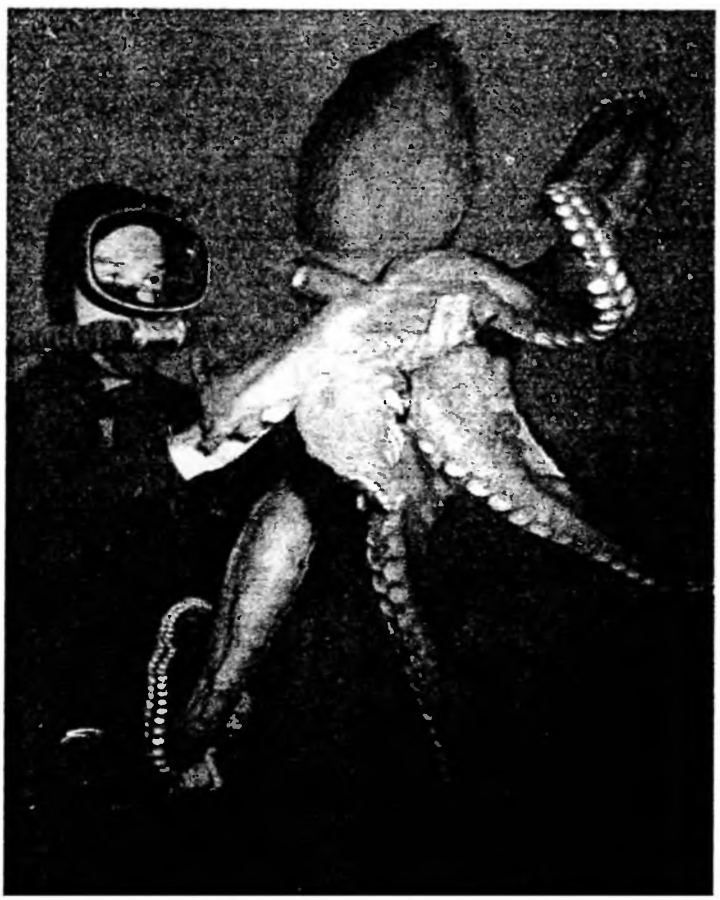


2

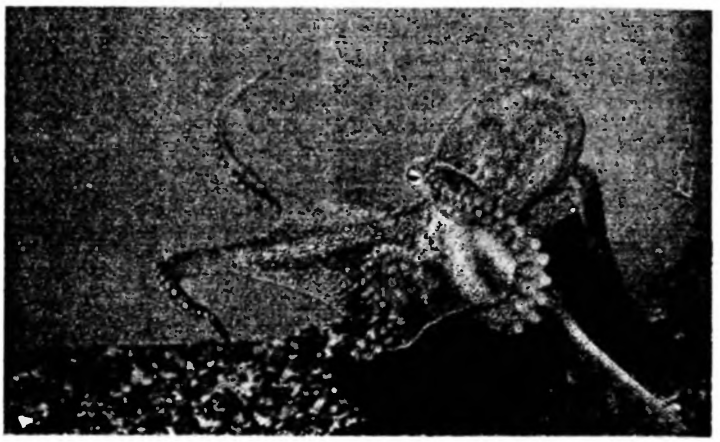
Таблица 24. Осьминоги



1



2



3

4

ского морского огурца сильно сократимы и могут полностью втягиваться внутрь. Рот у него окружен кольцом из 10 длинных, сильно ветвящихся щупалец. Если животное находится в покое, то можно наблюдать, как оно медленно расправляет щупальца и расставляет их подобно сетям для ловли добычи. Но стоит его потревожить, как моментально весь передний конец тела вместе со щупальцами втягивается внутрь благодаря сокращению втяжных мускулов (ретракторов). Спустя некоторое время, когда опасность миновала, животное с помощью мускулов-протракторов вытягивает передний конец тела и расправляет щупальца. При участии мускулатуры осуществляется и дыхание. Когда животное спокойно, можно заметить, как периодически через анальное отверстие засасывается и выталкивается вода благодаря сокращению и расслаблению мускулатуры клоаки и водных легких. Вместе с морской водой в организм поступает кислород, а затем через тонкие стенки водных легких он проникает в жидкость полости тела и разносится ею по всему организму. Мускулатура у японского огурца столь сильно развита и сила сжатия при сокращении настолько велика, что иногда покровы животного не выдерживают давления полостной жидкости и лопаются. Через разрывы наружу выбрасываются ярко-оранжевые водные легкие, зеленоватые в виде густого пучка длинных трубок гонады, длинный трубковидный кишечник, заполненный мелкими организмами, детритом и песчинками. Иногда вместе с внутренностями выкидывается большой, длиной до 1 м, червеобразный брюхоногий моллюск Parenteroxenos dogeli, паразитирующий в полости тела этой голотурии и прикрепленный одним концом к ее кишечнику.

Плотные мускулистые стенки тела японского морского огурца, толщина которых более 5 мм, являются сырьем для приготовления пресно-сушеной или варено-солено-сушеной кукумарии, а также кормовой муки и консервов. Но, несмотря на большие запасы японского морского огурца в дальневосточных морях, специального его промысла у нас до сих пор не существует. Он добывается в качестве дополнительного продукта при ловле донных рыб, так как попадается в больших количествах в тралах и сиурреводах. В водах нашего Приморья на отдельных участках за одно траление поднимали 12—15 ц этой голотурии, а близ Южного Сахалина — 2—4 ц. Средняя масса каждого животного 350—500 г, но попадаются экземпляры массой в 1 кг и больше. Пойманных голотурий разрезают, очищают от внутренностей, промывают и варят 30—40 мин в пресной или соленой воде. Когда голотурии остынут, их сушат в течение 9—14 дней. Хорошо высушенный продукт содержит большое количество белков (до 81,8%), минеральные вещества, немного жира и может длительное время храниться. В сырых тканях японского морского огурца обнаружены витамины B, C, рибофлавин, тиамин. Было предложено готовить из него кормовую муку для кормления домашних животных. Опыты, проведенные в данном направлении, показали, что эта кормовая мука отличается от рыбной бо́льшим количеством белков и минеральных веществ, поэтому ее приготовление, если учесть большие запасы голотурии в наших морях, имеет практический смысл.

Очень похож на японский морской огурец *североатлантический морской огурец* (C. frondosa), встречающийся от литорали до глубины 200 м у берегов Норвегии, Великобритании, Северной Америки, в районе Шпицбергена, в Баренцевом, Карском морях. Cucumaria japonica и C. frondosa различаются только по форме известковых телец кожи, остальные внешние признаки, окраска и образ жизни у них очень похожи.

Удивительно красив и чрезвычайно приметен по окраске *трехцветный морской огурец* (Paracucumaria tricolor), обнаруженный в прибрежных водах островов Ару (Малайский архипелаг). Бочонкообразное тело этой голотурии, длиной 15 см и шириной 9,5 см, сине-фиолетового цвета с пятью интенсивно алыми радиусами, окаймленными сбоку белыми полосами (табл. 31). Рот окружен десятью сильно разветвленными беловато-красными щупальцами, из которых два брюшных немного меньше остальных.

Не менее красив *желтый колохирус* (Colochirus luteus) (табл. 31), встречающийся в районе Малайского архипелага на глубине 55—90 м. Тело его лимонно-желтое, папиллы розовые, более крупные щупальца оранжевые, а самые маленькие — зеленоватые. Такая яркая окраска отличает его от очень близкого вида *четырехугольного колохируса* (C. quadrangularis) (табл. 33), известного из районов Австралии, Малайского архипелага, Филиппинских островов и Южно-Китайского моря.

Способ питания, свойственный древовиднощупальцевым голотуриям, был исследован благодаря наблюдениям над *гладким морским огурцом* (Stereoderma lubrica), живущим на рифах западного побережья Калифорнии среди скоплений моллюсков. Эта небольшая голотурия, длиной со спичку или чуть меньше, серовато-коричневого цвета, прячется среди створок ракушек, выставив лишь разветвленные щупальца, которыми она улавливает мелкие планктонные организмы и взвешенные в воде органические частицы. Когда к клейким веточкам щупалец прилипнет достаточное количество пищи, то они одно за другим начинают сокращаться и заворачиваться в глотку. Как только щупальца целиком будут засунуты в рот, он замыкается, а щупальца начинают медленно вытягиваться обратно через суженное ротовое отверстие и при этом освобождаться от улова. Два брюшных щупальца, которые у многих видов

бывают короче остальных, помогают животному сберечь пойманную добычу. Они не только способны прикрыть рот, но и «вытирают» вынутое изо рта щупальце, собирая оставшиеся на нем пищевые частицы. Движение щупалец происходит почти непрерывно.

Подобный способ питания характерен для многих представителей семейства морских огурцов. Однако *вытянутый морской огурец* (Trachythyone elongata) ведет несколько иной образ жизни. Его можно встретить на глубинах 4—65 м в Средиземном море, у берегов Великобритании, Дании, Швеции. Эта темно-коричневая голотурия, длиной до 15 см, имеет изогнутое U-образное тело (табл. 33), сильно суживающееся к заднему концу. Она обычно живет на илистом грунте, зарывшись в него передним концом и выставив анальный конец над поверхностью грунта. Наблюдения за этой голотурией в аквариуме показали, что она длительное время может жить зарывшись в грунт и питаться исключительно его органическим веществом.

Среди представителей семейства морских огурцов известны случаи бесполого размножения. Небольшая, длиной до 4 см, голотурия Cucumaria lactea, живущая на ракушечном грунте среди известковых водорослей у берегов Великобритании и Норвегии, может размножаться делением тела надвое с последующим восстановлением утраченной части.

Большинство видов семейства морских огурцов развиваются с прохождением стадии планктонной личинки, некоторым свойственны прямое развитие и забота о потомстве.

Примером наиболее простого случая, когда молодь развивается просто на теле животного, может служить небольшая антарктическая голотурия Cladodactyla crocea (табл. 41). У данного гермафродитного вида яйца погружаются в утолщенную губчатую ткань на радиусах спины и, по-видимому, удерживаются в ней с помощью присасывательных дисков амбулакральных ножек.

Дальнейшая эволюция в этом направлении ведет к образованию специальных выводковых камер. Такие камеры имеются у *ледяного морского огурца* (Cucumaria glacialis)[1], очень обычного в морях Арктики, а также в Беринговом, Охотском и Японском морях. У этой голотурии яйца развиваются внутри двух глубоких мешковидных выводковых камер, снабженных специальными выводными отверстиями и расположенных на брюшной стороне передней части тела.

Сходные выводковые камеры имеются у ряда антарктических видов, например у Cucumaria lateralis, C. vaneyi, а также у северотихоокеанских видов C. ijimai, Stereoderma lamperti, S. imbricata.

Еще более выраженную заботу о потомстве можно наблюдать у представителя семейства *склеродактилид* (Sclerodactylidae) — маленькой красной голотурии Pachithyone rubra, живущей на литорали и вблизи берегов в заливе Монтерей (Калифорния). У нее яйца развиваются прямо в полости тела, причем можно встретить эмбрионов на разных стадиях развития, размером от 2 до 7 мм. У самых крупных эмбрионов уже имеются 10 щупалец, известковое глоточное кольцо, хорошо развитые ножки, известковые пластинки в коже, которая, в отличие от взрослых животных, лишена пигмента. Эмбрионы освобождаются через разрыв в покровах матери, но взрослый организм от этого не погибает, так как раны быстро заживают.

Многие виды этого семейства обычно зарываются в грунт. Наиболее известен среди них Sclerodactyla briareus, обитающий в прибрежных водах Атлантического побережья Северной Америки. Эта зеленоватая или коричневатая голотурия длиной 10—12 см имеет бочонкообразное гибкое тело, снабженное многочисленными заостренными ножками, расположенными как на радиусах, так и на интеррадиусах и создающими впечатление волосистых покровов. Живет она обычно на илах или песке, зарываясь в грунт так, что над поверхностью торчат только передний и задний концы тела. Закапывание в грунт происходит очень медленно и удивительно своеобразно. Путь в субстрате прокладывается средней частью тела, которое благодаря сокращению мускулатуры суживается в виде клина и втискивается в грунт. Последующее расслабление мускулов ведет к расширению животного и оттеснению песка либо ила в обе стороны. Круговые и продольные сокращения мускулатуры чередуются до тех пор, пока не будет зарыта вся средняя часть тела. Закапывание в грунт продолжается 2—4 ч и заканчивается прикреплением ножек к твердым объектам. Для обеспечения гибкости и подвижности тела известковое глоточное кольцо у этого животного становится узким, мозаичным, снабженным членистыми отростками, состоящими из отдельных кусочков скелета.

Наблюдения над склеродактилидами показали, что они уклоняются от яркого света и более активны вечером или ночью (особенно в зимнее время года), а в утренние часы держат щупальца в сжатом состоянии. Размножаются они, как большинство древовиднощупальцевых голотурий, путем вывода половых продуктов прямо в воду. Период нереста у Sclerodactyla briareus начинается в июне. В момент вывода половых продуктов жи-

[1] Мы относим многие виды семейства Cucumariidae к старому роду Cucumaria, чтобы избежать дальнейшей путаницы, так как предложенная Панниногом новая система для этого семейства содержит ряд неточностей и требует доработки. Так, этот вид и упомянутая выше C. lactea были отнесены к роду Ludwigia, но это название уже было использовано в другой группе животных.

вотное вытягивается и шевелит расправленными щупальцами, помогая яйцам лучше рассеиваться. Сначала самцы выпускают в воду сперму, затем самки откладывают яйца. Перест длится около 30 мин, но может быть затянут в зависимости от окружающих условий до 4 ч. Опыты, проводимые Голвин над животными этого вида, показали, что выход половых продуктов начинается при повышении температуры на 4 °С по сравнению с обычной, причем чаще это происходит ночью или вечером даже в условиях аквариума. После оплодотворения яйца развиваются с прохождением стадии планктонной личинки.

Семейство *листоносных голотурий* (Phyllophoridae) очень близко к семейству морских огурцов, поэтому объемы этих семейств до сих пор не установлены. Некоторые исследователи подсемейство тионидиин относят к семейству листоносных голотурий, а другие — к семейству морских огурцов. Листоносные голотурии отличаются от морских огурцов главным образом числом щупалец, которых может быть от 15 до 30 в виде двойного или тройного кольца вокруг рта, а также большим числом крупных ножек, расположенных как на радиусах, так и на интеррадиусах. Эти мягкие ножки, рассеянные по всему телу, создают впечатление листьев, что и послужило основанием для названия семейства. Известно свыше 25 родов и около 90 видов листоносных голотурий, встречающихся в самых разных районах Мирового океана. Однако подавляющее большинство видов найдено в тропических районах Тихого и Индийского океанов. Среди родов этого семейства наибольшим числом видов представлен род *филлофорусов* (Phyllophorus). Он насчитывает 15 видов, обитающих исключительно в тропических или субтропических водах. Весьма характерным видом этого рода является *урнообразная голотурия* (Ph. urna), обычная на литорали и в прибрежных водах западной части Средиземного моря. Это среднего размера голотурия, длиной около 10 см, фиолетово-пурпурного цвета разных оттенков. Особи этого вида живородящие, они вынашивают молодь в полости тела до очень поздних стадий развития.

В советских водах листоносные голотурии представлены несколькими видами, в том числе *прозрачным тионидиумом* (Thyonidium pellucidum). Эта голотурия имеет амфибореальное распространение и встречается на глубине от 10 до 500 м в северных районах Атлантического и Тихого океанов. Размеры ее 10—12 см, окраска розовато-коричневатая или лиловатая. Тионидиумы предпочитают селиться на песчаном либо илистом грунте и обычно бывают облеплены ракушками или разными посторонними частицами. Эти голотурии часто служат пищей различным рыбам, особенно тресковым.

Более 12 видов, относящихся к довольно обширному семейству *чешуйчатых голотурий* (Psolidae), можно встретить в наших водах. Эволюция в этом семействе шла в направлении выработки приспособлений к жизни на твердых субстратах. Тело этих животных приобретает отчетливый двустороннесимметричный облик. Оно сплющивается, и часть брюшной стороны превращается в плоскую ползательную подошву, покрытую мягкой кожей, а выпуклая часть тела покрывается крупными, сильно разросшимися пластинками скелета, напоминающими чешуйки и образующими прочный свод. Спинная сторона укорачивается, передний и задний концы тела несколько приподнимаются над субстратом, ротовое и анальное отверстия смещаются на спинную сторону. У наиболее богатого видами рода *псолусов* (Psolus) амбулакральные ножки имеются лишь на ползательной подошве, а у двух небольших родов — *тионепсолусов* (Thyonepsolus) и *псолидиумов* (Psolidium) — они встречаются и на спинной стороне, просовываясь в отверстия между чешуйками или в чешуйках.

Наиболее известна голотурия *таинственный псолус* (Psolus phantapus), обитающий на глубине 20—540 м в северных районах Атлантического океана, в Баренцевом, Белом и Карском морях (табл. 33). Молодые особи плотно прикрепляются подошвой к различным предметам, а более взрослые зарываются в ил, выставив наружу анальный и ротовой конусы. Цвет голотурии от желто-бурого до почти черного, длина может достигать 15 см. Тело высокое, с сильно выступающим анальным конусом. Рот, окруженный десятью ветвящимися щупальцами, помещается на менее высоком конусе. Ползательная подошва имеет вид прямоугольника, по краям которого и вдоль середины расположены ножки. Чешуйки спины густо покрыты гранулами, поэтому трудно различимы. Период размножения продолжается с марта до середины июля. Развитие сопровождается прохождением стадии бочонкообразной личинки красного цвета. Чешуйчатая голотурия Psolus chitonoides, известная из района Командорских и Алеутских островов, побережья Калифорнии с глубины 50 — 70 м (табл. 37), отличается от предыдущего вида сильно уплощенным телом ярко-желтого цвета с розовым оттенком. Спинная сторона покрыта крупными грубыми чешуями с утолщенным краем. Размеры чешуй заметно уменьшаются по направлению к ползательной подошве, имеющей почти круглую или овальную форму. Рот и анальное отверстие сдвинуты на спинную сторону, но не возвышаются сильно над остальной поверхностью. Благодаря такой форме тела голотурия может так сильно присасываться к подводным скалам и другим предметам, что ее трудно оторвать.

Антарктические виды чешуйчатых голотурий очень часто проявляют заботу о потомстве. Так, у голотурии *антарктического псолуса* (P. antarcticus) на ползательной подошве находили до 20

экземпляров молоди, а у самок P. ephippifer (табл. 41) чешуйки спины сильно разрастаются, и под их защитой находят себе убежище развивающиеся эмбрионы.

Очень маленькая *створчатая чешуйчатая голотурия* (P. valvatus), размеры которой едва достигают 2 см, интересна тем, что у нее известно только бесполое размножение. Тело делится на две части поперечным делением, и каждая часть восстанавливает утраченную. Эта голотурия, белого или желтоватого цвета, обнаружена у побережья Норвегии, западного берега Гренландии, в Баренцевом море на глубине от 20 до 500 м. Назвали ее «створчатой» потому, что ротовой конус при сокращенных щупальцах прикрывается пятью крупными треугольными пластинками — створками.

Представители двух других родов семейства Psolidae — Thyonepsolus и Psolidium — очень небольшого размера (длиной 2—3 см). Значительная часть видов этих родов обитает в Тихом океане и в антарктических водах. Среди них наиболее примечательным является живородящий вид Thyonepsolus nutriens. Его молодь развивается в коже спины, причем попадает она туда очень занятно. Во время размножения самки изгибают распущенные щупальца так, что они образуют сеть, улавливающую яйца. С помощью щупалец и двух сильно вытянутых ножек яйца переносятся на спину и затем проталкиваются другими ножками к углублениям в коже, где они застревают и где происходит их развитие. Обитают эти голотурии в прибрежных водах Калифорнии и в районе Галапагосских островов.

К отряду древовиднощупальцевых голотурий относят еще 2 небольших семейства — *плакотуриид* (Placothuriidae) и *паракукумид* (Paracucumidae), с одним родом и одним видом каждое. Вид Placothuria huttoni известен из прибрежных вод Новой Зеландии, а Paracucumis antarctica — из моря Росса. Последний вид имеет тело изогнутой формы с сильно вытянутым в виде хвоста задним концом. Длина тела с хвостом достигает 50 см.

ОТРЯД ДАКТИЛОХИРОТИДЫ (DACTYLOCHIROTIDA)

К этому отряду относят голотурий с 8—30 пальцеобразными щупальцами, «пальцы» которых иногда имеют ответвления. Отряд содержит небольшое число видов, относящихся к 3 семействам.

Среди дактилохпротид имеется небольшая, но интересная группа видов, входящих в семейство *ропалодинид* (Rhopalodinidae). У них наблюдается сильное укорочение спины и разрастание брюшной стороны. Форма тела становится булавовидной или колбовидной (табл. 33). На узком вытянутом конце рот и анус лежат почти рядом, а между ними помещается половое отверстие. У животного имеются 10 радиусов и 10 интеррадиусов: 5 радиусов спускаются по «горлу» колбообразного тела вниз и переходят в 5 радиусов, которые поднимаются по «колбе» вверх. Известно 6 видов таких животных, обитающих у берегов Африки. Относятся они к двум родам: Rhopalodina и Rhopalodinopsis. Западноафриканский вид Rhopalodinopsis capensis (табл. 33) и родственные ему формы живут зарывшись в ил, откуда выставляют в воду лишь длинные «горлышки» своих тел. Такой неподвижный образ жизни вызвал у этих животных возврат к радиальной симметрии. У этих голотурий наблюдается сближение ротового и анального отверстий, правильное радиальное расположение всех десяти концов радиусов.

Весьма своеобразны и представители семейства *ипсилотуриид* (Ypsilothuriidae). Тело *жесткой голотурии* (Ypsilothuria bitentaculata) почти шарообразно и покрыто напоминающие панциря крупными прозрачными, снабженными шипами пластинками. Пластинки имеют отверстия для прохождения амбулакральных ножек, сосредоточенных преимущественно у ротового и анального отверстий. Внешний вид у этой маленькой голотурии, размеры которой не превышают 2 см, напоминает изделие из тонкого фарфора: сквозь прозрачные покровы просвечивают внутренности. Спинная сторона укорочена, а рот и анус сближены и помещаются на вершинах двух небольших конусов (табл. 42). Такая форма тела помогает голотурии жить на мягких вязких грунтах больших глубин.

Всего 2 рода и 4 вида содержит третье семейство этого отряда — семейство *ванцеллид* (Vanyellidae).

ОТРЯД ЩИТОВИДНОЩУПАЛЬЦЕВЫЕ ГОЛОТУРИИ (ASPIDOCHIROTA)

Характерный признак представителей этого отряда указан в самом названии его: голотурии обладают короткими щитовидными щупальцами, которые не втягиваются внутрь, так как отсутствуют мускулы-ретракторы, вворачивающие передний конец тела. Внешним видом эти животные напоминают очень крупных червей, а иногда толстую подошву (табл. 35). У многих форм брюшная сторона заметно отличается от спинной и приспособлена для ползания. Щитовиднощупальцевых голотурий можно встретить на литорали и в прибрежных водах, а также на больших глубинах, причем среди них имеются настоящие глубоководные виды, относящиеся, например, к родам Paelopatides и Paroriza. Виды этих родов живут преимущественно на глубинах более 2000 м и даже глубже 6000 м. Так, Paroriza grevei была найдена датской экспедицией 1950—1952 гг. на судне «Галатея» в желобе Банда на глубине 7280 м.

Среди голотурий отряд щитовиднощупальцевых наиболее богат видами. К нему принадлежит и основная масса съедобных животных — трепангов. Из четырех семейств отряда самое обширное и известное — семейство *настоящих голотурий* (Holothuriidae). Настоящие голотурии — обитатели теплых морей. Они весьма обычны в тропиках, в наших водах они отсутствуют. Настоящие голотурии часто живут на коралловом песке, где иногда образуют плотные скопления. Голотурии, питаясь органическим веществом грунта, могут играть некоторую роль в его уплотнении. Наблюдения, проведенные на Бермудских островах, показали, что животные этого семейства, обитающие на площади около 6 км² (1,7 кв. мили), пропускают через кишечник от 500 тыс. до 1 млн. кг грунта в год. Медленно продвигаясь вперед при помощи мускулатуры тела и амбулакральных ножек, голотурии заглатывают грунт без выбора, сгребая его щупальцами. Многие настоящие голотурии очень крупны и имеют пеструю окраску. Длина самых больших экземпляров может доходить до 35—45 см (табл. 35). Живут настоящие голотурии около 10 лет. Они малоподвижны, иногда покрыты сверху осколками раковин или растительными остатками, и на них часто поселяются различные паразиты или комменсалы. Очень своеобразными и весьма обычными сожителями различных видов щитовиднощупальцевых голотурий являются рыбки рода карапусов (Carapus). Эти маленькие рыбки длиной 15—19 см используют в качестве убежища водные легкие различных представителей щитовиднощупальцевых, в том числе и видов семейства настоящих голотурий. Так, средиземноморский карапус долго ныряет между голотуриями, пока не найдет заднего конца животного. При очередном дыхательном движении голотурии карапус быстро вставляет хвост или голову сначала в ее клоаку, откуда при последующих дыхательных движениях голотурии проникает все глубже и глубже в ее водные легкие, пока снаружи не останется торчать одна голова. Голотурия первоначально сопротивляется входу рыбки, сжимает тело, замыкает анальный сфинктер, но необходимость дыхания заставляет ее раскрыть анальное отверстие, чем и пользуется карапус. Если его насильно вытащить из голотурии, то он снова начнет искать себе убежище и не успокоится до тех пор, пока его не найдет. Весьма любопытно, что карапус покидает голотурию только ночью для ловли мелких рачков, служащих ему пищей, и вскоре снова возвращается в убежище. Голотурия же, очевидно, не имеет никакой пользы от такого сожительства. Напротив, известно, что крупные рыбки очень часто разрывают водные легкие голотурии и оказываются в ее полости тела. Личинки же карапуса, попадая в полость тела голотурии, питаются ее водными легкими и гонадами. Лишь способность быстро восстанавливать утраченные части спасает голотурию от гибели.

Самым характерным родом семейства настоящих голотурий, широко распространенным в тропической области, является род Holothuria. Старый род Holothuria насчитывал около 120 видов, многие из которых выделены в настоящее время в самостоятельные близкие роды. Приблизительно пятая часть этих видов, главным образом родов Holothuria, Bohadschia, Actinopyga, Microthele и др., употребляется в пищу человеком. Наиболее обычной промысловой голотурией на островах Малайского архипелага, Японии, на коралловых рифах Австралии, на островах Тихого и Индийского океанов, у восточных берегов Африки является *шероховатая голотурия* (Holothuria scabra). Это животное, длиной до 30 см, с коричневой спиной и зеленоватой брюшной стороной (табл. 31), имеет многочисленные ножки, превращенные на спине в особые чувствительные папиллы, придающие всей поверхности шершавый вид, что послужило причиной такого названия животного. Хорошо развитые кювьеровы органы, выбрасываемые через анальное отверстие при опасности, защищают голотурию от врагов. Встречаются шероховатые голотурии на литорали или в прибрежных водах теплых морей. Добывают их чрезвычайно примитивным способом, собирая во время отлива на обнажающихся рифах или отмелях либо ловя с лодок при помощи острог (бамбуковых палок длиной до 5 м, снабженных зазубренными остриями). Острогу можно использовать только в тихую погоду. Ловец, лежа на борту лодки, высматривает голотурий через ящик со стеклянным дном. Замеченных животных он накалывает на зубья остроги и втаскивает в лодку. При таком способе лова за светлое время суток один ловец может добыть 200—300 голотурий. Менее распространена ловля голотурий с помощью ныряльщиков. В пищу употребляют кожно-мышечный мешок голотурии, предварительно подвергнутый длительной варке (для удаления соли) и сушке или копчению. Из сушеного продукта готовят различные супы и рагу.

Иногда добывают *песчаную голотурию* (Brandtothuria arenicola), которая еще более широко распространена в тропиках — от Красного моря и Занзибара на западе до Японии и Галапагосских островов на востоке. Эта крупная голотурия (табл. 30), длиной до 30 см, часто зарывается в прибрежный песок. Ее легко можно отличить от других видов по бело-желтой окраске с красно-бурыми пятнами на спине. Этот вид считается не очень ценным из-за его тонкой кожи.

Весьма высоко ценятся Microthele nobilis и Actinopyga echinites. Первый вид можно встретить в тропической части Индийского и Тихого океанов на глубине от 1 до 18 м. Actinopyga echinites, также широко распространенная в Индий-

ском и западной части Тихого океана, ценится на Филиппинских островах, так как ей приписывают кровоостанавливающие свойства.

Среди настоящих голотурий имеются ядовитые виды. В 1947 г. Смит сообщал, что жители Маршалловых островов используют раздавленными черными голотуриями для глушения рыбы. Они разрезают голотурию пополам и выдавливают ее внутренности в мелкие водоемы, после чего мертвые рыбы всплывают на поверхность. Яд *черной голотурии* (Ludwigothuria atra) (табл. 30) используют при рыбной ловле жители и других островов Тихого океана. Человек невосприимчив к яду этой голотурии, и ее промышляют на островах Тихого океана для переработки на трепангов. Кроме того, туземцы едят совершенно без всякого вреда для себя рыбу, оглушенную ядом черной голотурии.

Были исследованы токсичные свойства другого вида голотурий — Actinopyga agassizi, обитающего в западной части Атлантического океана в районе Карибского моря. Красноватые или темно-коричневые животные хорошо видны сквозь толщу воды. Они медленно передвигаются с помощью многочисленных амбулакральных ножек по коралловому песку прибрежных вод. Было замечено, что помещение этих голотурий в аквариум с рыбами приводило к быстрой гибели последних. Гибель рыбы можно было вызвать и водой, в которой ранее находились голотурии. Выяснением токсичных свойств Actinopyga agassizi занимался Нигрелли. Было выяснено, что кожа и внутренности этой голотурии выделяют слабый яд, а кювьеровы органы — весьма сильный. Одна унция (27 г) экстракта из кювьеровых органов, разведенная в 750 галлонах (1 галлон равен 3,8 л) морской воды, убивала рыбу за 23 мин. Этот яд был назван голотурином. К голотурину оказались чувствительными не только рыбы, но и другие животные, в том числе многие простейшие, моллюски, а также некоторые растения. Ведутся работы по выяснению возможности применения голотурина в медицине.

Промысловых голотурий можно встретить и среди видов семейства *стихоподид* (Stichopodidae). Так, Thelenota ananas, одна из наиболее крупных голотурий отряда щитовиднощупальцевых, считается самым ценным видом и перерабатывается на трепангов на Малайском архипелаге, в Австралии, Японии.

В этих же районах, а также в Индийском океане добывают Stichopus chloronotus (табл. 30), S. variegatus и другие виды стихоподид.

Наша промысловая голотурия — *дальневосточный трепанг* (Stichopus japonicus) — также относится к семейству стихоподид (табл. 34, 37). Тело дальневосточного трепанга удлиненной формы, с хорошо различимыми брюшной и спинной сторонами, но при раздражении оно сильно сжимается. Окраска его варьирует от зеленовато-желтой до темно-коричневой. Наиболее ценные голубые трепанги (особи-альбиносы) попадаются редко. Японские исследователи считают, что темноокрашенные формы («красные») дальневосточного трепанга встречаются обычно на рифах, камнях и гальке, а «зеленая» форма предпочитает участки с песчано-илистым грунтом. Как правило, у всех представителей этого вида брюшная сторона значительно светлее спинной. Брюшная сторона снабжена амбулакральными ножками, расположенными на радиусах, спинная — различной величины мягкими конусовидными выростами, несущими папиллы с белыми кончиками. Рот несколько сдвинут на брюшную сторону и окружен кольцом из 18—20 щупалец. Живут дальневосточные трепанги от литорали (где можно встретить молодь) до глубины 150 м, но чаще на глубине от 1 до 40 м. Они предпочитают защищенные от штормов бухты и заливы, но встречаются и на открытых участках побережья. Очень интересное исследование биологии дальневосточного трепанга провел А. И. Савилов. По его наблюдениям, особи этого вида в тихую погоду массами выползают на илисто-песчаные площадки, расположенные рядом с каменистыми россыпями, с зарослями морской травы либо водорослей и питаются, собирая с помощью щупалец самый поверхностный слой грунта, богатый различными мелкими организмами. На твердых грунтах в трещинах скал, в расщелинах между камнями, в зарослях морской травы и водорослей, особенно в переплетениях их корневищ, они находят себе убежище во время штормов и летних «спячек». Часто дальневосточные трепанги образуют большие скопления, называемые «трепанговыми полями». На открытых участках побережья во время штормов наблюдались случаи выбрасывания голотурий на берег. Так, в 1976 г. в результате шторма, связанного с тайфуном «Фрэн», на песчаную косу Чурхадо в заливе Посьета Японского моря было выброшено около 1500 особей этого вида. Ареал дальневосточного трепанга простирается от берегов Приморья, Южного Сахалина, Южных Курильских островов на юг вдоль западных и восточных берегов Японии до залива Кагосима на острове Кюсю, а по азиатскому материковому побережью вдоль берегов Кореи и северо-западной части Желтого моря до Цицдао. Дальневосточный трепанг особенно обилен у берегов Приморья, в заливе Петра Великого, у побережья Японии и в Желтом море. Численность этой голотурии в наших водах изучал И. Г. Закс, который подсчитал, что общий сырьевой запас дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого в 1930 г. составлял примерно 150 млн. экземпляров. Исследования 1959 г. показали, что запасы его сохранились приблизительно такими же, но к 1970 г. количество дальневосточного трепан-

численность трепанга уменьшилась еще более, что привело к решению о запрещении промысла в этом районе. Считают, что по всему ареалу вида общая биомасса дальневосточного трепанга весьма высока и составляет 2,6 млн. ц.

Следует заметить, что дальневосточный трепанг обладает большой плодовитостью: в гонадах одной особи может развиваться до 77 млн. яиц. Дальневосточные трепанги раздельнополы, но самки и самцы внешне совершенно неразличимы. При нересте они образуют пары и стремятся вползти на какие-нибудь возвышающиеся над поверхностью грунта предметы — выступы скал, камни, скопления мидий или устриц, корневища водорослей. Пары сближаются, и затем каждая голотурия прочно прикрепляется амбулакральными ножками заднего конца тела к субстрату, а передний конец поднимает вверх — в результате животные принимают характерную S-образную позу. В таком положении голотурии энергично раскачиваются из стороны в сторону, иногда соприкасаются ротовыми щупальцами и наконец приступают к выметy в воду половых продуктов. Сроки начала нереста и продолжительность его неодинаковы в разных участках ареала. Так, в заливе Петра Великого нерест начинается в июле и продолжается до августа, в Желтом море — в июне, а в более южных районах у берегов Японии — в апреле — июне или в марте — апреле. Старые и более крупные особи к размножению приступают несколько раньше молодых. Нерест происходит небольшими порциями в течение одного — трех дней. Сразу после этого голотурии прячутся в убежище, перестают есть и впадают в «спячку». Это не настоящая спячка, а скорее состояние пониженной активности, когда животные перестают питаться. Такое состояние оцепенения у дальневосточного трепанга продолжается около месяца, после чего сильно ослабевшие голотурии выползают из убежищ и начинают усиленно питаться. Личинки же через три недели планктонной жизни на стадии пентактулы с пятью маленькими зачатками щупалец вокруг рта оседают на слоевища анфельции или ризоиды других водорослей, на стебли морской травы и превращаются в молодых голотурий (мальков). Малыши имеют небольшое число ножек на брюшной поверхности и несколько выростов на спине. По мере роста животных число ножек у них увеличивается, тело приобретает форму, свойственную взрослым животным. Рост и питание голотурий продолжаются всю зиму, и к концу первого года жизни они достигают длины 4 или 5 см, а к концу второго года — 15 см, и их уже невозможно отличить от взрослых особей. Живут дальневосточные трепанги около 10 лет, размножаться начинают в возрасте трех лет или несколько позже, зиму и лето проводят в одних и тех же местах.

Промысел трепангов в наших водах является водолазный промысел со специально оборудованных водолазных мотоботов. Каждый водолаз работает не более 2 ч и собирает голотурий при помощи острого багорка в подвешенную к поясу сетку (питомзу). В каждую питомзу входит около 100 кг, а суточная норма вылова составляет 2,42 ц на мотобот. Сроки промысла дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого установлены с 15 апреля по 15 июля и с 15 сентября по 1 октября, что связано с особенностями жизни этого вида. Пойманных трепангов подвергают очень длительной обработке (чистке, варке, сушке и т. д.), на которую уходит 2—3 недели. Только после этого получают продукт, годный к длительному хранению и транспортировке. Разнообразные блюда готовят уже из варено-сушеного трепанга.

Сведения о лекарственной ценности дальневосточного трепанга встречаются еще в литературе XVI в. Современные исследования показали, что экстракты из этих голотурий обладают ярко выраженной биологической активностью. Наиболее полно было исследовано биологическое действие содержащихся в дальневосточном трепанге химических соединений, относящихся к тритерпеновым гликозидам, гексозаминам и липидам. В тканях этого вида животных обнаружены очень ценные в фармакологическом отношении компоненты: метионин, органически связанный иод, витамины, простагландины.

Если представители двух первых семейств отряда щитовиднощупальцевых голотурий (Holothuriidae, Stichopodidae) распространены главным образом на литорали или в прибрежных водах, то виды семейства *синаллактид* (Synallactidae) проникли в абиссальные глубины. В 1950 г. экспедиция Института океанологии АН СССР на экспедиционном судне «Витязь» обнаружила в Беринговом море на глубинах 2220—2400 м интересных голотурий, относящихся к роду *пелопатидесов* (Paelopatides). Крупные экземпляры пелопатидесов, длиной до 20 см, были окрашены в темно-фиолетовый цвет. Довольно плоское тело с хорошо различимой спинной и брюшной стороной напоминало толстую подошву, поэтому вид назван *подошвообразным пелопатидесом* (P. solea) (табл. 42). Paelopatides, в свою очередь, в переводе на русский язык означает «бродящий по илу». Действительно, животных этого рода, живущих в Тихом и Атлантическом океанах, всегда находили только на илистых грунтах. Однако «бродить» по вязкому илу весьма трудно, поэтому у этих голотурий в процессе эволюции выработались интересные приспособления. У них внутренний слой кожи сильно утолщается и принимает вид студенистой массы, ножки редуцируются, а на границе между брюшной и спинной сторонами развивается своеобразная складка кожи (кайма). Кайма

имеет волнистый вид и образуется видоизмененными амбулакральными ножками боковых радиусов брюшной стороны. Кайма немного лучше развита в задней и передней части тела, чем с боков, и нависает над ротовым отверстием, сдвинутым на брюшную сторону. Вполне вероятно, что при помощи этой складки пелопатидесы могут некоторое время плавать над грунтом и таким образом передвигаться на мягких вязких илах. Во всяком случае у плавающего представителя рассматриваемого отряда — Galatheathuria aspera, обнаруженного в Южно-Китайском море и Бенгальском заливе, подобная складка кожи имеется. Внешне G. aspera немного напоминает подошвообразного пелопатидеса. Это крупная фиолетового цвета голотурия, длиной до 20 см, с хорошо развитой краевой складкой и заметно обособленной передней частью тела. Голотурия прекрасно приспособлена к плаванию и может плавать длительное время, удаляясь на значительное расстояние от грунта. Как сообщает Х а н с е н, пойманные голотурии продолжали плавать в сосуде с водой, двигая боковой кожной складкой. Однако они не перешли к обитанию исключительно в толще воды, как это сделали некоторые формы боконогих голотурий. Голотурии могут опускаться на дно и отдыхать на грунте. Изучение содержимого их кишечника показало, что пищу они добывают как на дне, так и из толщи воды. Пойманы они были в толще воды на большой глубине (около 3000—4000 м).

Представители четвертого семейства — семейства *гефиротуриид* (Gephyrothuriidae) — еще недостаточно изучены, поэтому единого мнения о положении этого семейства в системе до сих пор нет, и некоторые исследователи относят его к отряду бочонкообразных голотурий. Среди гефиротуриид наибольший интерес вызывают виды рода Pseudostichopus. Их цилиндрическое тело почти всегда покрыто иглами губок и другими посторонними частицами, придающими этим животным совершенно не свойственный голотуриям «мохнатый» вид. В Японском море на глубине свыше 1000 м встречается Pseudostichopus trachus. 15—18-сантиметровое тело которого густо покрыто песчинками и иглами губок, торчащими перпендикулярно к поверхности тела животного и глубоко внедряющимися в его кожу. Вначале даже бывает трудно решить, что за животное перед вами. Такая удивительная способность обволакивать тело посторонними частицами, по мнению М о р т е н с е н а, является защитным приспособлением против рыб и других животных, поедающих голотурий.

Представители семейства гефиротурпид отличаются еще одной интересной особенностью — в их кожном покрове отсутствуют скелетные известковые тельца.

Гефиротурпиды найдены во многих желобах Мирового океана на глубинах, превышающих 6000 м.

ОТРЯД БОКОНОГИЕ ГОЛОТУРИИ (ELASIPODA)

Боконогие голотурии во многих отношениях весьма интересные животные, среди которых имеются и подлинно глубоководные виды, не встречающиеся на глубине менее 2000 м, и настоящие пелагические формы, всю жизнь плавающие в толще воды.

У представителей отряда особенно ясно выражена двусторонняя симметрия тела. У них брюшная сторона сильно уплощена и заметно отличается от более выпуклой спинной стороны. Рот, окруженный короткими щитовидными или руковидными, не втягивающимися внутрь щупальцами, и анус сдвинуты на брюшную сторону. Крупные немногочисленные амбулакральные ножки имеются на боках тела; на спине они либо редуцированы, либо превращены в сложные выросты, направленные вперед или назад. Эти «хвосты», «антенны», «паруса», «плавники» еще сильнее подчеркивают двустороннюю симметрию животных и придают им нередко причудливую внешность (табл. 42). Отсюда и удивительные названия этих голотурий: например, Deima в переводе означает «страшилище», Oneirophanta — «фантастическая», Scotoplanes — «блуждающий во тьме», Psychropotes — «пьющий холодную воду» и т. д.

К отряду боконогих голотурий относятся 5 семейств, представители которых обитают главным образом на большой глубине, поэтому об их образе жизни известно очень мало.

К настоящим обитателям больших глубин (свыше 2000—4000 м) относятся виды семейства *психропотид* (Psychropotidae). Один из них — *психропотес* (Psychropotes raripes) (табл. 42) — обитает на глубине свыше 3000—4000 м. Он найден близ Курильских островов и в восточной части Тихого океана в районе Галапагосских островов. Подобно многим глубоководным животным, психропотес имеет пурпурную окраску тела. Его довольно легко отличить от других видов по длинному хвостовому придатку, образовавшемуся за счет разрастания папилл спины, а также по воротнику, прикрывающему щупальца. Воротник также представляет собой складку кожи.

На больших глубинах океанов и морей распространены виды глубоководного семейства *эльпидиид* (Elpidiidae), самый обширный род которого — Peniagone — насчитывает около 30 видов, встречающихся на глубине свыше 3000 м в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. Все виды этого рода перечислить невозможно. В качестве примера можно привести голотурию с характерным парусом в передней части тела — Peniagone lugubris, обнаруженную в Атлантическом океане на глубине более 5000 м (табл. 33). Своеобразным местообитанием отличается *полярная эльпидия* (Elpidia glacialis). В отличие от других представителей

самого глубоководного в данном семействе рода *эльпидий* (Elpidia), виды которого встречены на глубинах до 9700 м. полярная эльпидия населяет арктические моря, где по склонам желобов может подниматься на чрезвычайно малые для глубоководных видов глубины — 60—70 м. Тело полярной эльпидии овальной формы, с довольно прозрачной, но плотной кожей, густо набитой мелкими скелетными пластинками в виде разветвленных палочек и колесиков. По бокам тела имеется 4 пары крупных невтяжных ножек, а на спине 3—4 пары более мелких папилл. Рот находится на брюшной стороне и окружен кольцом из 10 щупалец. У этих голотурий удивительно своеобразно устроены ротовые щупальца. По форме они напоминают ладонь с пальцеобразными отростками (рис. 128), число которых варьирует. Размеры особей этого вида небольшие, крупные экземпляры едва достигают длины 2 см.

На больших глубинах океанов живут близкие к полярной эльпидии формы, которые долгое время считались тем же самым видом. Однако последние исследования показали, что это вполне самостоятельные виды, которых сейчас уже известно свыше 20, различающиеся размерами, расположением и числом спинных папилл, формой тела и очертанием скелетных пластинок кожи. Эти виды обычно приурочены в океане к определенным желобам. Так, в желобе Кермадек (Тихий океан) на глубине 6600—8300 м обнаружена Elpidia kermadecensis, в Ново-Британском желобе на глубине 8940 м — E. solomonensis, в Курило-Камчатском желобе — E. kurilensis (табл. 42) и т. д. Эльпидия из Курило-Камчатского желоба с глубины 8100 м отличается крупными размерами, длина ее тела иногда превышает 5 см.

Внешне весьма сходны с эльпидиями представители рода *скотоплянесов* (Scotoplanes). Они тоже имеют овальное, с плоской брюшной стороной, тело, несколько пар крупных боковых ножек и три пары спинных папилл. Длинные спинные папиллы характерны для вида *скотоплянеса Меррея* (S. murrayi) (табл. 42). Всего в роде Scotoplanes известно 5 видов, обитающих на глубине 2000—3000 м.

Среди видов семейства *дейматид* (Deimatidae) имеются эврибатные формы, встречающиеся как на глубинах менее 1000 м и даже менее 500 м, так и на глубинах свыше 3000 м. Примером вида с широким диапазоном вертикального распределения может служить *паннулия Мосли* (Pannychia moseleyi), найденная на глубинах от 210 до 2600 м. Эта довольно крупная голотурия (табл. 33) известна как из западной, так и из восточной частей Тихого океана и в разных районах обширного ареала представлена самостоятельными географическими расами. Так, у берегов Америки, от Калифорнии до Галапагосских островов, обитают типичные представители вида; в Беринговом море, в районе Алеутских островов, у северных берегов Японии и у восточного берега Южного Сахалина встречается подвид virgulifera, а в Японском море — подвид mollis. Подвиды отличаются друг от друга строением скелетных элементов кожи. Средняя величина особей этого вида 15—20 см, внутренний слой их кожи желатинообразной консистенции, спина несет длинные отростки.

Еще более длинные и многочисленные спинные папиллы, придающие животному совершенно фантастический вид, имеются у видов рода *онейрофант* (Oneirophanta). Несколько видов этого рода встречаются во всех океанах, включая антарктические воды, но отсутствуют в Арктике. В Атлантическом океане, между Азорскими островами и Бискайским заливом, на глубине свыше 4000 м распространена Oneirophanta alternata, наиболее крупные экземпляры которой могут достигать длины 12 см. Тело этой голотурии удлиненно овальное, с выпуклой спинной стороной, несущей два ряда длинных отростков (табл. 33), причем более крупные отростки чередуются с несколько более мелкими (что является основным отличительным признаком данного вида). Длина наиболее крупных спинных папилл достигает 5—7 см. Цвет живых экземпляров почти белый.

Представители семейства *летмогонид* (Laetmogonidae) не встречаются глубже 4000 м. Тело летмогонид удлиненно-цилиндрическое, с хорошо развитыми амбулакральными ножками, расположенными на боковых радиусах брюшной стороны. Они распространены в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах и особого интереса с точки зрения строения или образа жизни не представляют.

Наиболее интересны в этом плане виды семейства *пелагических голотурий* (Pelagothuriidae). Форма их тела мало напоминает морских кубышек и хорошо приспособлена для плавания. По внешнему виду пелагические голотурии похожи на маленьких медузок, так как прежде всего у них заметен хорошо развитый студенистый плавательный диск. Это удивительно изящные и нежные животные, розоватого или фиолетового цвета. Всю жизнь они проводят в толще воды, плавая ротовой стороной вверх. Было описано 8 видов пелагических голотурий, обитающих главным образом в глубоких слоях воды, но, по мнению Х е д и н г а, число их следует сократить до трех.

Общий план строения этих животных очень сходен, все они похожи на пелаготурию Pelagothuria natatrix (табл. 33), обитающую в тропической зоне Тихого океана. Мягкое студенистое тело голотурии совершенно лишено скелетных элементов, что уменьшает его массу. Вокруг рта, окруженного 12—16 короткими щупальцами, развит мощный плавательный диск, образованный разрастанием стенки тела. К наружному краю плавательный диск постепенно утончается. Он несет довольно

щупалец. Каждый отросток имеет канал, соединенный с амбулакральным каналом щупальца. Питаются пелаготурии мелкими планктонными организмами, например радиоляриями, диатомовыми водорослями.

ОТРЯД БОЧОНКООБРАЗНЫЕ ГОЛОТУРИИ (MOLPADONIA)

Как интересную особенность бочонкообразных голотурий следует отметить их приспособление к жизни в грунте. Тело у них бочонкообразной либо веретенообразной формы, с вытянутым в виде короткого или длинного хвоста задним концом, лишено амбулакральных ножек и спинных выростов, мешающих животному закапываться в грунт. В качестве единственных остатков придатков водоносной системы у бочонкообразных голотурий сохраняются щупальца и небольшое число папилл около анального отверстия. Щупальца сильно укорочены, часто несут пальцеобразные отростки или парные перистые выросты (рис. 128) и приспособлены для разрывания грунта. Число их чаще равно 15. Щупальца окружают рот, расположенный на дисковидном переднем конце тела. В коже этих голотурий наряду со скелетными пластинками в виде различных якорей, башнеобразных тел, пластинок с прямыми или крючкообразными отростками встречаются слоистые, округлой формы, красного либо бурого цвета тельца, содержащие фосфор.

Живут бочонкообразные голотурии на илистых грунтах и питаются заглатывая грунт с находящимися в нем питательными веществами. При этом они разгребают грунт щупальцами и благодаря круговым сокращениям тела продвигаются вперед под некоторым углом к поверхности. Скорость такого продвижения составляет 1 см/мин, и через 10—20 мин голотурия целиком закапывается в ил. Для дыхания животным нужна чистая вода. Они выставляют над поверхностью грунта хвост, на конце которого находится анальное отверстие. Через анус в водные легкие поступает вода, богатая кислородом.

До сих пор нет единого мнения по поводу систематического положения отдельных групп этого отряда. Многие виды и роды трудно различимы между собой, их часто смешивают друг с другом, поэтому в настоящее время почти невозможно себе представить более или менее точную картину распространения целого ряда форм. По лучше обоснованной, на наш взгляд, теории к этому отряду принадлежат 3 семейства, наиболее характерным из которых является семейство *мольпадиид* (Molpadiidae), куда относится и широко известный вид *мускулистая мольпадия* (Molpadia musculus) (табл. 33). Красновато-коричневое с фиолетовым ...тонкое тело этой голотурии заканчивается длинным хвостом. Ареал мольпадии охватывает всю тропическую зону, а также значительную часть бореальных областей северного и южного полушарий.

В Норвежском, Баренцевом и Карском морях встречается крупная розоватого или беловатого цвета *арктическая трохостома* (Trochostoma arcticum), у которой тело сигарообразной формы с коротким, слабо обособленным хвостом (табл. 28).

В арктической области можно встретить и представителей семейства *эупиргид* (Eupyrgidae). Это мелкие формы с бочонкообразным телом и коротким хвостом. Их каменистый канал сообщается с внешней средой через тонкий поровый канал, открывающийся наружу близ полового отверстия. Широко распространенный в Арктике Eupyrgus scaber длиной всего 1 см.

Представители семейства *каудиид* (Caudinidae) отличаются очень длинным, но не слишком резко обособленным от тела хвостом. Длина хвоста может составлять почти половину длины тела. Часто в штормовых выбросах в Японском и Желтом морях попадается розоватого цвета голотурия Paracaudina ransonnetii, длина которой может достигать 14 см.

ОТРЯД БЕЗНОГИЕ ГОЛОТУРИИ (APODA)

Характерной особенностью представителей этого отряда является отсутствие у них амбулакральных ножек. В связи с этим исчезли и радиальные каналы водоносной системы. Единственным придатком амбулакральной системы остаются щупальца, которые сообщаются непосредственно с кольцевым каналом. Число и форма щупалец различны. Они бывают простыми, пальцевидными, перистыми (рис. 128). Тело безногих голотурий почти червеобразной формы. Кожа тонкая, довольно прозрачная, но шершавая или бородавчатая из-за скоплений известковых телец. Последние удивительно своеобразны и изящны. Это либо колесики с разным числом спиц, либо сигмоиды, либо настоящие якоря, соединенные с якорными пластинками. Крупные якоря помогают при движении животного: располагаясь косо в коже и тесно примыкая к якорным пластинкам, они создают выступы, на которые опираются голотурии, как змеи на концы ребер.

Дыхание у безногих голотурий осуществляется через тонкие кожные покровы, водные легкие отсутствуют. В отличие от других отрядов голотурий, безногие имеют специальные органы выделения — р е с н и ч н ы е в о р о н к и, образующиеся за счет выпячиваний ресничного перитонеального эпителия и соединительной ткани. Они имеют вид урн либо воронок и располагаются на

стенке тела или на мезентерии. В них накапливаются твердые продукты распада, которые затем и выводятся из организма.

Безногие голотурии лучше других иглокожих переносят опреснение воды. Некоторые тропические виды живут даже в слабосоленой воде мангровых болот. Многие виды зарываются в грунт или прячутся под камнями, некоторые тропические формы живут среди кораллов. В отличие от своих закапывающихся в грунт родственников, окрашенных в бледные цвета или почти бесцветных, такие кораллобионты имеют яркую окраску.

Этот отряд включает 3 семейства, различающихся строением скелетных элементов. Самое большое из них — семейство *синаптид* (Synaptidae). Синаптиды распространены во всех морях, чаще в тропических водах.

К этому семейству относятся самые крупные и самые мелкие формы иглокожих.

Чрезвычайно крупная *пятнистая синапта* (Synapta maculata) может быть длиной до 5 м при максимальном диаметре 5 см. Она живет на коралловых рифах и отличается от прочих голотурий быстрыми движениями. Видовое название голотурии — «пятнистая» — связано с тем, что на зеленом или голубовато-сером фоне ее покровов выделяются светлые или темные пятна, часто расположенные рядами.

В противоположность этому гиганту *маленькая лептосинапта* (Leptosynapta minuta), найденная в Северном море, в 400 раз меньше ее и достигает длины всего 0,5 см. Она интересна еще тем, что вынашивает молодь в полости тела.

Большинство синаптид живет в грунте; если их вытащить из нор, то они быстро забираются туда снова. К бурильщикам грунта относится и *цепляющаяся голотурия* (L. inhaerens), распространенная от берегов Норвегии до Средиземного и Черного морей. Значительную часть жизни она проводит зарывшись в грунт. Закапывание, с одной стороны, представляет собой защитное приспособление, с другой — является способом добывания пищи. Осуществляется оно при помощи щупалец и мускульных сокращений тела. Если голотурию положить на дно, то она сначала погружает в грунт щупальца и делает углубление, затем при помощи мускульных сокращений тела расширяет его и таким способом втискивается в грунт. При этом якорьки кожи цепляются за неровности субстрата и предохраняют животное от скольжения назад при мускульных сокращениях тела. Закапывание происходит довольно быстро: через 5 — 10 мин животное может скрыться в песке. Проделанные в песке ходы предохраняются от осыпания слизью, выделяемой железистыми клетками голотурии. Цепляющиеся голотурии достигают длины 30 см. Сквозь их розовую прозрачную кожу просвечивают совершенно прямой кишечник и 5 мышечных лент. Размножается этот гермафродитный вид у берегов Великобритании весной либо летом. Яйца мелкие, развитие прямое, без стадии аурикулярии. Особи вида чрезвычайно чувствительны к малейшим раздражениям и легко распадаются на отдельные куски при загрязнении воды, прикосновении и т. д. Такой способ защиты от врагов широко распространен среди представителей данного отряда. Распадается на куски и встречающаяся в Черном море Labidoplax thomsoni, при этом конец, несущий щупальца, зарывается в грунт и восстанавливает утраченные части, остальные куски разлагаются. Эта голотурия известна также в Эгейском, Адриатическом, Средиземном морях и на Атлантическом побережье Франции, Марокко.

Очень интересна образом жизни Synaptula hydriformis (табл. 33), встречающаяся в Атлантическом океане в районе Бермудских островов. Она не закапывается в грунт, а живет среди водорослей или разветвлений кораллов, цепляясь за них щупальцами или якорьками кожи. Часто окраска голотурий зависит от цвета водорослей, среди которых она обитает: среди красных водорослей ее цвет коричнево-красный, а среди зеленых — зеленый. Питается эта голотурия только водорослями. Оригинален способ ее передвижения. Она цепляется щупальцами за выступающие предметы и с помощью сокращений мускулатуры подтягивает тело. Эти голотурии живут целыми сообществами. Они вынашивают молодь в полости тела, куда яйца попадают через разрывы стенок яичника. Оплодотворение яиц происходит, очевидно, прямо в полости тела попавшей вместе с водой спермой. В полости тела матери личинки часто находятся на разных стадиях развития, наиболее крупные личинки достигают длины 15—20 мм и уже похожи на взрослых. Они выходят наружу через разрывы стенок тела матери, которые быстро заживают.

Виды семейства *хиридотид* (Chiridotidae) отличаются присутствием в коже известковых телец в форме колесиков и сигмоидных тел. Подобно представителям предыдущего семейства, они имеют почти прозрачные покровы и живут на мягких илистых грунтах, часто зарываясь в них.

В прибрежных водах Баренцева, Карского, Белого морей до глубины 400 м встречается Chiridota pellucida. Эту бесцветную голотурию длиной до 25 см очень часто поедают различные донные рыбы.

Среди хиридотид имеются интересные комменсалы морских ежей. Например, обитающий в районе Малайского архипелага Taeniogirus cidaridis обнаружен на морских ежах: он живет цепляясь задним концом за их длинные иглы.

К семейству *мириотрохид* (Myriotrochidae) относится самый глубоководный из современных иглокожих вид. Это Myriotrochus bruuni, найденный датской экспедицией на судне «Галатея» в

Филиппинском желобе и в желобе Новая Британия на глубине 10 240 м.

Род Myriotrochus весьма эврибатен. Он включает виды, встречающиеся исключительно в прибрежной зоне. К нему относится несколько настоящих глубоководных форм, и имеются виды, обладающие большим диапазоном вертикального распределения.

КЛАСС МОРСКИЕ ЕЖИ (ECHINOIDEA)

Весьма красочное описание представителей этого класса дано К л и н д ж е л о м в его популярной книге «Остров в океане». Вот что он пишет: «Морского ежа можно назвать дикобразом подводного царства. Его невозможно взять в руки, разве что найдется человек с пальцами, вылитыми из металла: все тело у морских ежей защищено длинными, острыми иглами, крепящимися к телу при помощи хитроумно устроенных шарниров. Наступить на такого ежа и больно и опасно: его иглы покрыты слизью, насыщенной бактериями, которые вызывают тяжелое нагноение». Однако не все морские ежи так опасны и страшны, как описывает их Клинджел. Большинство видов, в том числе и те, которые встречаются в наших морях, совершенно безобидны для человека. Их можно брать в руки без всякой для себя опасности. Некоторые плоские ежи, например Echinarachnius parma, покрыты столь мелкими иголками, что их поверхность кажется скорее бархатистой, чем колючей.

Тело морских ежей лишено выдающихся лучей и имеет почти шарообразную, либо плоскую дисковидную, либо сердцевидную, либо яйцеобразную форму. Такая форма у большинства видов остается постоянной, так как тело их заключено в панцирь (скорлупу), образованный крупными пластинками, скрепленными между собой неподвижно. Только небольшие площадки вокруг рта (перистом, ротовое поле) и вокруг анального отверстия (перипрокт) остаются мягкими. Подвижность пластинок сохраняется лишь у представителей древнего семейства Echinothuriidae.

Панцирь у всех современных морских ежей устроен по одной схеме. Он состоит из 20 рядов пластинок, располагающихся по меридианам. Если, например, очистить от игл скорлупу атлантического морского ежа Echinus acutus, то сразу станет заметным пятилучевой план его строения. В центре несколько приплюснутой стороны, всегда обращенной к субстрату и часто называемой оральной или брюшной, ибо животное ползает на ней, помещается рот. В центре противоположного, аборального (апикального) полюса находится анальное отверстие. От ротового поля к анальному отверстию по меридианам идут 5 парных рядов амбулакральных пластинок. Таких пластинок в каждом ряду может насчитываться по нескольку десятков, и каждая пластиночка несет одну или несколько парных дырочек — пор, через которые проходят амбулакральные ножки. Каждой паре пор соответствует одна амбулакральная ножка, так как каналы, соединяющие ножки и ампулы водоносной системы, у морских ежей двойные. Общее число ножек у морских ежей огромно. У некоторых видов на одном амбулакре их может быть несколько сотен, а на всех пяти амбулакрах даже больше тысячи. Это самые многоногие животные на свете. С помощью таких эластичных, способных вытягиваться или сокращаться цилиндрической формы образований, снабженных на конце присоской, животное может не только передвигаться с места на место и ползать даже по отвесным скалам, но и прочно прикрепляться к субстрату в самых прибойных местах и добывать себе пищу.

Каждый амбулакральный ряд заканчивается на аборальном конце одной небольшой глазной пластинкой, на которой помещается маленький глазок. С амбулакральными рядами чередуются 5 парных интерамбулакральных рядов, состоящих из более крупных пластинок, лишенных пор для выхода амбулакральных ножек. Каждый интерамбулакральный ряд заканчивается на аборальном конце одной половой пластинкой, имеющей половое отверстие. Одна из пяти половых (генитальных) пластинок пронизана еще множеством пор, через которые в водоносную систему поступает вода, т. е. является также мадрепоровой пластинкой. Таким образом, чередующиеся друг с другом глазные и половые пластинки образуют вокруг перипрокта венчик пластинок, составляющих апикальное поле.

Сравнивая форму тела морских ежей с формой тела морских звезд, можно видеть, что первые обладают как бы укороченными лучами, которые загнуты концами к аборальной стороне и сходятся вокруг анального отверстия. При этом, подобно голотуриям, у них происходит сильное увеличение оральной (ротовой) поверхности за счет уменьшения противоположной — аборальной.

Ротовое поле правильных морских ежей, затянутое мягкой кожей, у большинства форм имеет только 5 пар округлых ротовых пластинок, снабженных ротовыми ножками. По краю ротового поля, в особых десяти выемках интерамбулакров располагаются древовидно разветвленные наружные кожные жабры. В глубине ротового отверстия

виден особый жевательный аппарат, так называемый аристотелев фонарь. Он состоит из 35 известковых перекладин и пластинок, подвижно соединенных между собой при помощи мышц. Главной составной частью этого органа являются 5 парных пирамидок, внутри которых помещается по одному длинному зубу. Кончики этих зубов и торчат из ротового отверстия. Сам фонарь подвижно соединен с помощью мышц с особыми дуговидными выростами интерамбулакральных пластинок, называемыми ушками. С помощью острых зубов аристотелева фонаря морские ежи могут соскребать с поверхности камней водоросли, захватывать другую пищу, а иногда и передвигаться, отталкиваясь от субстрата при смыкании зубов.

На поверхности скорлупы морских ежей находятся многочисленные различно устроенные бугорки, служащие для прикрепления игл. На одной скорлупе бугорки и иглы бывают разной величины, наиболее крупные из них называются первичными. У правильных морских ежей первичные бугорки и иглы располагаются более или менее правильными меридиональными рядами от апикального поля до ротового. Основание каждой иглы имеет суставную ямку, в которую входит полушаровидной формы бугорок. Сочленение иглы с бугорком охвачено суставной сумкой с сильными мышцами, дающими возможность иглам вращаться в разных направлениях. Форма игл различна. Они могут быть гладкие, ребристые, шиповатые и даже с отростками. Иногда их длина в несколько раз превышает диаметр тела морского ежа. Часто они используются не только как защитное приспособление, но и для движения. В последнем случае животное опирается на них, как на ходули.

Среди обыкновенных игл разбросаны особые хватательные органы — педицеллярии. Они устроены в виде мельчайших подвижных щипчиков, сидящих на бугорках скелетных пластинок, к которым они прикреплены при помощи известкового стебелька и мышц. Таким образом, каждая педицеллярия морского ежа состоит из стебелька и головки. Головка, в свою очередь, обычно состоит из 3 или 4 известковых створок, форма которых видоспецифична. Очень часто головка соединяется со стебельком посредством мягкой шейки. У самых крупных педицеллярий, называемых трезубыми (тридентиными), длина головки едва превышает 2—3 мм, тогда как вместе со стебельком и шейкой их длина может превышать 10 мм. Гораздо мельче трезубых педицеллярии змееголовые (офицефальные), получившие название за сходство с головой змеи, и трилистные (трифильные), имеющие створки в виде листочков. Лишь шаровидные (глобиферные) педицеллярии вместе с мягкой оболочкой могут конкурировать размерами с трезубыми педицеллариями. Длина

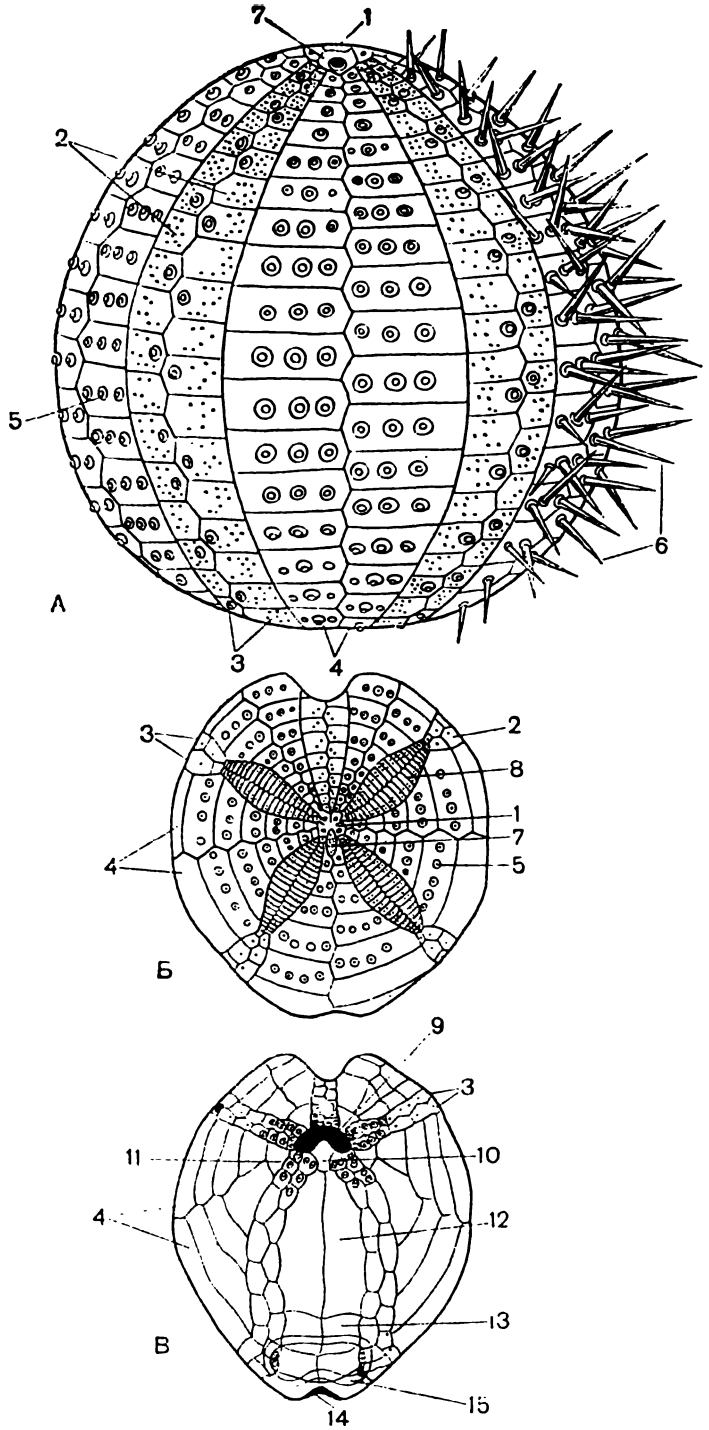
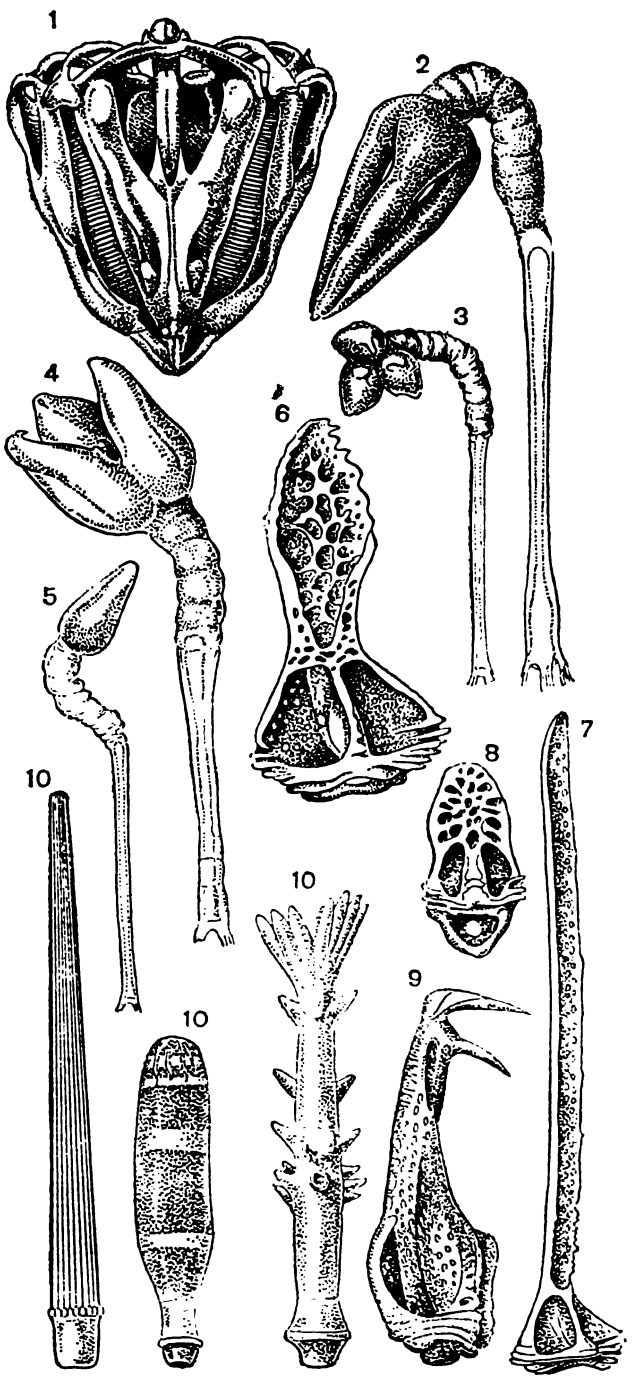


Рис. 130. Схема строения скорлупы морских ежей:

А — правильного (сводчатозубого); *Б* — неправильного (сердцевидного) (со спинной стороны); *В* — того же сердцевидного (с брюшной стороны); *1* — апикальное поле; *2* — амбулакральные пластинки с отверстиями для прохождения ножек; *3* — амбулакральные ряды; *4* — интерамбулакральные ряды пластинок; *5* — бугорки на пластинках для прикрепления игл; *6* — иглы; *7* — мадрепоровая пластинка; *8* — петалоиды; *9* — ротовое поле; *10* — губа, или скребок; *11* — непарные перистомальные интерамбулакральные пластинки; *12* — грудные пластинки (стернум); *13* — эпистернум; *14* — анус; *15* — фасциола.

головки шароносных педицеллярий может превышать 3 мм. В сильно расширенной головке шароносных педицеллярий помещаются ядовитые железы, а их створки заканчиваются в верхней части острыми зубцами. Железы могут помещаться и на стебле педицеллярии. Вся педицеллярия покрыта ресничным эпителием и слоем соединительной ткани и поэтому имеет мясистый вид. По внутренней стороне створок проходят чувствительные нервные волокна, а в стебельке находится нервный центр, регулирующий деятельность педицеллярии. Мышечные волокна, проходящие в различных направлениях, обеспечивают движение головки и работу створок. Железы шароносных педицеллярий вырабатывают ядовитую жидкость, которая у отдельных видов столь токсична, что даже сильно разведенная может вызвать гибель различных животных. Действие яда морских ежей на человека изучал японский исследователь Фудживара, уколовший палец при исследовании морского ежа Toxopneustes pileolus. Ученый сразу почувствовал боль, которая быстро дошла до сердца, затем наступил паралич губ, языка и всего лица, потом последовало онемение конечностей. Все это длилось 6 ч, затем паралич стал постепенно проходить. Такое действие яда было при уколе всего одного пальца, а значительные дозы яда могут вызвать более сильные параличи. Поэтому японские рыбаки называют этих морских ежей «убийцами». С помощью ядовитых педицеллярий морские ежи борются с врагами, например с морскими звездами.

Рис. 131. Скелетные элементы морского ежа:
1 — аристотелев фонарь; *2* — трезубая педицеллярия; *3* — трилистная педицеллярия; *4* — шароносная педицеллярия; *5* — змееголовая педицеллярия; *6*, *7* — створки трезубых педицеллярий; *8* — створка змееголовой педицеллярии; *9* — створка шароносной педицеллярии; *10* — типы игл.



Педицеллярии предохраняют поверхность морского ежа от загрязнения. Если частицы грунта или грязи застрянут между иглами ежа, то они моментально извлекаются оттуда педицеллариями, которые передают их соседним педицеллариям, а те все дальше и дальше, пока удаляемые частицы не достигнут амбулакральных ножек. Амбулакральные ножки выталкивают удаляемые частицы в воду. Поэтому, несмотря на то что многие морские ежи живут в прибойных местах, где в воде много песка, обломков и другого мусора, они всегда имеют удивительно опрятный внешний вид. Педицеллярии используются и при захвате добычи. Стоит только какому-нибудь животному коснуться ежа, как педицеллярии сразу приходят в движение и пытаются схватить добычу. Как только одной из педицеллярий удается поймать жертву, она крепко сжимает ее и держит до тех пор, пока та не погибнет. После этого добыча передается от одной педицеллярии к другой, от одной амбулакральной ножки к другой, пока не достигнет рта. Биологическое значение педицеллярий столь велико, что они развиваются у морских ежей очень рано, еще на личиночной стадии.

У всех правильных морских ежей рот находится в центре брюшной стороны, хорошо выражен радиальный план строения, и невозможно различить передний и задний концы тела. Напротив, неправильные морские ежи в связи со смещением рта по переднему радиусу вперед и анального отверстия из центра аникального поля на край скорлупы или даже на брюшную сторону приобретают более или менее билатеральное строение с хорошо различимыми передним и задним концами тела.

При этом интеррадиус, по которому происходит смещение анального отверстия, считается задним, а противоположный ему радиус — передним. У большинства неправильных ежей амбулакральные ряды на спинной стороне расширяются в особые образования — п е т а л о и д ы, имеющие вид листочков; у некоторых групп неправильных ежей они помещаются в углублениях скорлупы и отличаются тем, что несут парные поры, тогда как остальные пластинки амбулакров имеют только по одной поре. Ко рту примыкают непарные пластинки интерамбулакров, называемые перистомальными. Одна из этих пластинок, расположенных в заднем интеррадиусе, имеет вид скребка или губы, при помощи которой животное копается в мягком грунте. Позади губы помещаются крупные пластинки, образующие щит, или п л а с т р о н (стернум).

Все пластинки панциря неправильных ежей, подобно таковым правильных ежей, несут бугорки, на которых размещаются иглы и педицеллярии. Местами на скорлупе сердцевидных ежей можно обнаружить скопления мелких бугорков в виде извилистых полос, называемых ф а с ц и о л а м и. На мелких бугорках фасциол сидят маленькие, очень густо расположенные иголочки, покрытые ресничным эпителием, создающим на поверхности панциря токи воды. Считают, что у закапывающихся в грунт форм такие функции, как укрепление стенок норы, удаление продуктов жизнедеятельности, дыхание и даже питание обеспечиваются в какой-то степени деятельностью фасциол.

Несмотря на такую мощную защиту, как панцирь, иглы, ядовитые педицеллярии, морские ежи могут стать добычей крабов, ряда моллюсков, морских звезд, крупных рыб, птиц и млекопитающих.

Весьма интересно обходится с морскими ежами морская выдра (калан). Она собирает в прибрежных водах морских ежей, берет их в передние лапы и плывет на спине, держа добычу на груди перед собой, затем разбивает о скалы или другие твердые предметы скорлупу ежей и съедает икру.

Песцы и птицы добывают морских ежей во время отлива. Было замечено, что птицы бросают собранных ежей с высоты на камни, разбивают их и выклевывают мягкие части.

Икра некоторых видов морских ежей очень питательна и употребляется в пищу человеком в сыром, жареном либо подсоленном виде. Главный промысел съедобных ежей производится по берегам Средиземного моря, Северной и Южной Америки, Японии, Новой Зеландии и в других местах тропической зоны. В 1981 г. общий вылов морских ежей в Японии составил 23 984 млн. т.

Морские ежи обладают высокой плодовитостью. Так, самка съедобного морского ежа Echinus esculentus в течение одного периода размножения продуцирует около 20 млн. яиц.

Развитие большинства морских ежей сопровождается прохождением плавающей личиночной стадии. В отличие от личинок других классов иглокожих, личинка ежа эхиноплутеус имеет 12 длинных отростков (рук) и сильно развитый известковый скелет в виде удлиненных палочек. Тело личинки билатеральносимметрично, но при дальнейшем развитии претерпевает сложные изменения, превращаясь в радиальносимметричное тело взрослого животного. При этом только часть личинки, преимущественно ее левая сторона, развивается в зародыш, тогда как значительная часть правой стороны отмирает и отбрасывается. Переход от билатеральной личинки к радиальносимметричному взрослому организму происходит через асимметричную стадию и сопровождается полной переориентировкой внутренних органов личинки, значительная часть которых разрушается и отбрасывается. Молодой еж как бы выпочковывается на теле личинки. Левая сторона личинки становится оральной стороной, а правая — аборальной. Молодой еж на этой стадии имеет равномерно развитые оральную и аборальную стороны и напоминает маленькую звезду. Но в дальнейшем происходит отставание в развитии аборальной и разрастание оральной стороны, что приводит к образованию морского ежа, вполне сходного со взрослым животным.

Растут ежи довольно медленно, полных размеров достигают в течение нескольких лет. В лабораторных условиях наблюдения проводились над Psammechinus miliaris, широко распространенным в восточной части Атлантического океана. Было замечено, что сразу после метаморфоза маленький ежик имел скорлупу диаметром всего 1 мм. В месячном возрасте его скорлупа была диаметром 10 мм, к году — 20 мм, в 2 года — 26 мм, в 3 года — 29 мм, в 4 года — 30 мм и к 6 годам — 38,7 мм. Другие ежи могут расти быстрее. Так, диаметр скорлупы Echinus esculentus уже в возрасте 4 лет превышал 110 мм.

В естественных условиях ежи растут быстрее, чем в аквариумах, и размножаться обычно начинают на втором году жизни. Самки и самцы внешне совершенно сходны. Только те особи, которые проявляют заботу о потомстве, обладают временным половым диморфизмом. Самки этих видов вынашивают на теле свое потомство. Забота о потомстве чаще проявляется у видов, живущих в Антарктике. У сердцевидного ежа *абатуса Филиппа* (Abatus philippii) (табл. 41) два передних петалоида самки сильно углублены и превращены в выводковые камеры, где развивается молодь. У некоторых копьеносных морских ежей, распространенных в Антарктике, например у Ctenocidaris nutrix (табл. 41), местом вынашивания молоди становится ротовое поле. У близких к нему антарктических форм, например у Stereocidaris nutrix, молодь сначала вынашивается около рта матери, а на бо-

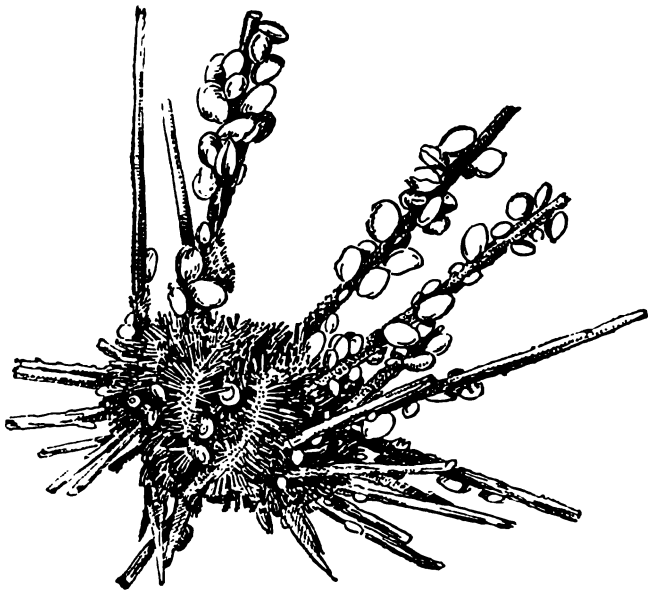


Рис. 132. Морской еж Notocidaris gaussensis с многочисленными моллюсками на иглах.

лее поздних стадиях развития — на поверхности тела, где она свободно ползает.

Живут морские ежи на различных грунтах, но правильные ежи чаще встречаются на скалах, камнях, коралловых рифах и других твердых грунтах, тогда как неправильные ежи предпочитают мягкие грунты, в которые часто закапываются.

В удобных местах побережья морские ежи собираются в таких количествах, что иглы их соприкасаются друг с другом. Некоторые виды занимают различные углубления в скалах, другие способны сами сверлить себе укрытия, служащие им защитой от волн. Некоторые ежи способны сверлить даже стальные сваи. Нередко ежи прикрывают себя обломками раковин, кусками водорослей или мелкими камнями, чтобы, очевидно, предохранить себя от воздействия прямых солнечных лучей или замаскироваться от врагов. Есть виды, которые целый день прячутся под камнями и выходят питаться лишь ночью.

Правильные морские ежи едят главным образом водоросли, но не брезгуют и животной пищей.

Экспериментальное изучение питания Strongylocentrotus intermedius, проведенное японскими исследователями у северных берегов Японии, показало, что эти ежи могут поедать разнообразные водоросли и морскую траву. В период развития половых продуктов, с июля по октябрь, наблюдалось уменьшение потребления пищи.

Отдельные группы ежей отдают предпочтение определенному сорту пищи. Так, копьеносные ежи едят животных с твердым наружным скелетом: мшанок, корненожек, моллюсков и т. д., которых разгрызают мощными зубами аристотелева фонаря. Представители семейства Diadematidae, живущие большей частью на коралловых рифах, питаются мягкими тканями кораллов и кораллобионтами. При питании все правильные ежи придерживают пищу иглами, подталкивают ее в рот и откусывают небольшие куски. Зарывающиеся в грунт сердцевидные ежи собирают клейкими амбулакральными ножками пищевые частицы с поверхности грунта, поэтому их кишечник почти всегда бывает набит диатомовыми водорослями, фораминиферами, остатками червей, кишечнополостных, моллюсков.

Передвигаются морские ежи при помощи амбулакральных ножек и игл. На вертикальные стены они забираются только благодаря своим ножкам, а по горизонтальным поверхностям двигаются на иглах, как на ходулях. Движение с помощью игл совершается быстрее, чем при помощи ножек. Так, Centrostephanus longispinus, «шагая» на длинных иглах, движется со скоростью 150—200 см/мин, а скорость Arbacia punctulata, перемещающейся при помощи ножек, составляет всего 2 см/мин, и даже если она очень спешит, то не более чем 4 см/мин. Скорость передвижения видов рода Echinus несколько больше и может достигать 15 см/мин.

Двигаются морские ежи сравнительно мало. Это медлительные животные, поэтому они часто становятся объектом для поселения различных других организмов, вплоть до паразитов.

Нередко на длинных иглах копьеносных ежей можно встретить различных моллюсков или усоногих раков. На рисунке 132 изображен один из представителей этих ежей — Notocidaris gaussensis, несущий на иглах целое скопище ракушек. Многие животные находят себе убежище на поверхности панциря и между иглами ежей. Как уже было указано выше, некоторые безногие голотурии встречаются на скорлупе копьеносных ежей, а офиуры иногда поселяются близ рта отдельных видов рода Strongylocentrotus. Часто, видимо, «воруют» пищу у морских ежей различные многощетинковые черви, постоянно на них встречающиеся. В кишечнике правильных ежей в большом количестве находятся инфузории. На ежей нападают и мелкие паразитические брюхоногие моллюски. Они могут внедряться в основание крупных первичных игл копьеносных ежей, образуя галлы, часто весьма причудливой формы, мешающие росту иглы. Некоторые виды паразитических моллюсков прикрепляют свои кладки к иглам Strongylocentrotus droebachiensis и видам рода Echinus. На одном еже может быть до 40 кладок. Развивающиеся моллюски просверливают скорлупу морского ежа и просовывают свои хоботки внутрь для питания его тканями.

Благодаря твердому панцирю морские ежи прекрасно сохраняются в ископаемом состоянии. По их остаткам можно судить о том, что морские

ежи процветали уже 500 млн. лет назад, когда в морях еще не было рыб, а на суше — наземной растительности. Большие группы ежей известны лишь в ископаемом состоянии.

Современные морские ежи, которых насчитывается свыше 800 видов, согласно хорошо обоснованной классификации Мортенсена, которую пока нет оснований отвергать, объединяются в 2 подкласса — *правильные морские ежи* (Regularia) и *неправильные морские ежи* (Irregularia) и относятся к 9 отрядам. По Филиппу, эти отряды могут быть отнесены к 4 надотрядам.

ПОДКЛАСС ПРАВИЛЬНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (REGULARIA)

В этом подклассе 2 надотряда: *перишехинацеи* (Perischoechinacea) и *диадематоцеи* (Diadematocea).

НАДОТРЯД ПЕРИШЕХИНАЦЕИ (PERISCHOECHINACEA)

К этому надотряду относятся 2 отряда: *лепидоцентроиды* (Lepidocentroida) и *копьеносные морские ежи* (Cidaroida).

ОТРЯД ЛЕПИДОЦЕНТРОИДЫ (LEPIDOCENTROIDA)

К этому отряду принадлежат наиболее примитивные формы современных ежей. Основная масса видов отряда вымерла еще в отдаленные геологические эпохи, приблизительно 250 млн. лет назад, но представители подотряда *кожистых ежей* (Echinothuriina), найденные в ископаемом состоянии, правда, пока только с юры, дошли до наших дней.

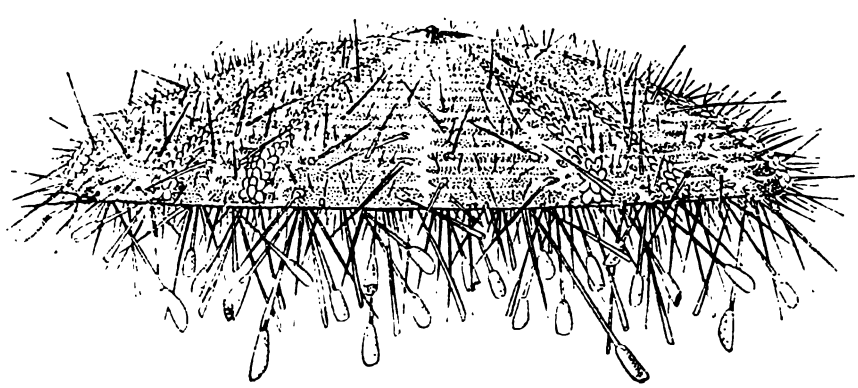
В отличие от других современных ежей, лепидоцентроиды обладают эластичной скорлупой, способной спадаться, так как пластинки их скелета не соприкасаются друг с другом, а разобщены участками кожи. Форма тела этих ежей способна сильно меняться за счет того, что пластинки подвижны и могут надвигаться друг на друга. Обычно шаровидная в естественных условиях форма тела ежей становится дисковидной при их вылове. Многие виды являются глубоководными формами, но в районе Малайского архипелага несколько видов найдено в прибрежных водах на небольшой глубине. Это крупные формы с удивительно красивой окраской. Как протекает развитие ежей семейства *эхинотуриид* (Echinothuriidae), неизвестно, но большие размеры яиц ряда глубоководных форм дают возможность предположить, что развитие у них прямое, без стадии пелагической личинки.

В Индийском океане на глубине свыше 1000 м была найдена Sperosoma biseriatum. Цвет ее скорлупы голубовато-серый, кожистые промежутки между пластинками беловатые, амбулакральные ножки у основания черно-фиолетовые, а их кончики желтоватые.

Близкий вид — Araeosoma thetidis — живет в прибрежных водах Новой Зеландии и не заходит глубже 70 м. Взрослый еж имеет сферическую скорлупу диаметром около 20 см. Цвет ее красно-пурпурный. Стоит только вытащить ежа на поверхность, как он сразу спадается и превращается в блин из-за потери телом жидкости. В его иглах имеются ядовитые железы. Укол такой иглой может вызвать у человека паралич и смерть. Эти ежи питаются листьями наземных растений, которые ветром уносятся далеко в море.

Любопытен защитными приспособлениями *жгучий кожистый еж* (Asthenosoma urens), обитающий в гавани Трикомали (Шри-Ланка). Прикосновение к ежу вызывает жгучую боль, которая быстро проходит. Дело в том, что острые иглы этих ежей, расположенные на интерамбулакрах, заключены

Рис. 133. Мягкий еж Hygrosoma luculentum.



в особые утолщения, клетки которых вырабатывают вещества, вызывающие при соприкосновении с иглой ощущение укуса пчелы. Окраска особей этого вида красновато-коричневая с ярко-синими или зеленоватыми выпуклостями панциря, иглы фиолетовые.

Весьма примечательно строение игл у третьего представителя этого удивительного семейства — у Hygrosoma luculentum (рис. 133), найденного в районе Филиппинских островов, близ Новой Гвинеи и в Индийском океане у Андаманских островов на глубине от 200 до 400 м. Ротовая сторона у этого ежа плоская. На ней на крупных первичных бугорках имеются иглы длиной 35 мм с характерными копытообразными расширениями на концах. Сам еж темно-пурпурный с белым рисунком и белыми «копытами».

ОТРЯД КОПЬЕНОСНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (CIDAROIDA)

Чрезвычайно эффектны виды этого отряда, обладающие толстыми, очень длинными, редко расположенными иглами интерамбулакров, заметно отличающимися от мелких, невзрачных игл амбулакров. Форма этих игл сильно изменчива. Они могут иметь грани, выросты, бугорки и т. д. и могут быть похожими на маленькие копья. Отсюда и название отряда «копьеносные». Характерным признаком его представителей является и то, что ротовое поле у них не затянуто мягкой кожей, а сплошь покрыто амбулакральными и интерамбулакральными пластинками. Амбулакральные пластинки простые и обычно с одной парой пор для выхода амбулакральных ножек. Наружные жабры, сферидии, змееголовые и трилистные педицеллярии у них отсутствуют.

Отряд содержит 2 семейства: *психоцидарид* (Psychocidaridae) всего с одним родом и *цидарид* (Cidaridae), включающим свыше 25 родов и около 120 видов, распространенных по всем океанам и морям, за исключением Арктики. Цидариды встречаются как на литорали, так и на большой глубине (около 4000 м), но основная масса видов предпочитает глубины менее 1000 м и даже менее 500 м. Наиболее известен из этого семейства *обыкновенный копьеносный морской еж* (Cidaris cidaris). Его шарообразная скорлупа, диаметр которой может достигать 65 мм, вооружена длинными копьевидными иглами, превышающими почти в 2 раза размер скорлупы. Они находятся исключительно на интерамбулакральных пластинках, по 5—9 игл в каждом ряду. Вдоль всей длины этих копий имеются ребра, образованные рядами мельчайших бугорков. Окраска таких игл ярко-розовая, а мелких иголочек амбулакров - желтоватая либо серовато-белая. Распространен этот вид вдоль европейского берега Атлантического океана от Норвегии до Азорских островов, а также в Средиземном море. Его часто добывают рыбаки на глубине от 50 до 1800 м. Живет он на самых разных грунтах, питается донными животными, имеющими хорошо развитый скелет. В его кишечнике часто находили фораминифер, губок, мшанок, горгониевых кораллов, обломки ракушек. При питании еж придерживает добычу иглами ротовой стороны и откусывает кусочки зубами. Очень интересно этот еж передвигается по субстрату. Он опирается на подвижные околоротовые иглы и помогает себе более длинными боковыми иглами скорлупы. Амбулакральные ножки при движении используются лишь молодыми особями.

Очень сходен с предыдущим видом Stylocidaris affinis (табл. 28), обитающий в Средиземном море, тропических районах Атлантического океана, как по побережью Африки, так и в Мексиканском заливе и близ Флориды. Этого изящного ежа находили на глубине от 30 до 1000 м. Его крупные иглы светлого цвета с хорошо заметными коричневыми кольцами, вторичные иглы и иглы амбулакров красные.

Еще более красив Acanthocidaris maculicollis, встречающийся в Тихом океане от Японии до Малайского архипелага, а также в Индийском океане на глубине от 40 до 225 м. Его толстые иглы, длина которых может быть более 10 см и равна двум-трем диаметрам скорлупы, имеют в своем основании очень интересный орнамент. Это «украшение» состоит из нескольких гребней, снабженных зазубринками, окрашенными в светлые цвета, и серии красных пятен, разделяющих зазубренные возвышения. Подобной окраски у других видов копьеносных ежей нет.

Очень крупными размерами отличается еще один представитель копьеносных ежей — Phyllacanthus imperialis (табл. 31). Эти ежи часто встречаются на коралловых рифах в тропической части Индийского и Тихого океанов. Их грубые иглы часто бывают усажены паразитическими брюхоногими моллюсками. Обычно эти ежи днем прячутся под глыбами кораллов, а ночью выходят на своих иглах-ходулях на промысел.

НАДОТРЯД ДИАДЕМАТОЦЕИ (DIADEMATOCEA)

В этом надотряде 3 отряда: *аулодонты* (Aulodonta), *копьевиднозубые морские ежи* (Stirodonta) и *сводчатозубые морские ежи* (Camarodonta).

ОТРЯД АУЛОДОНТЫ (AULODONTA)

Основная особенность представителей этого отряда заключается в том, что зубы у них простые, без килеобразного выступа, не имеют на внутрен-

ней стороне характерного желобка. К этому отряду относится широко известное семейство *диадемовых* (Diadematidae), виды которого пользуются дурной славой из-за своих весьма опасных игл. Эти ежи имеют среднего размера скорлупу, снабженную чрезвычайно тонкими многочисленными иглами, длина которых может достигать 30 см. Иглы являются прекрасным защитным приспособлением. Они очень подвижны, моментально реагируют на раздражение, включая простое затемнение, и сразу направляются в сторону раздражителя. При этом животное даже складывает несколько игл вместе, образуя своеобразную пику. Темный, почти черный цвет игл делает их малозаметными, ибо их концы даже тоньше кончика булавки. Но стоит случайно коснуться конца иглы, как она моментально впивается в тело, обламывается, и вытащить ее очень трудно.

Внутри все иглы полые, а снаружи по всей длине они усажены спирально расположенными шипиками, острие которых направлено назад, поэтому игла легко и глубоко входит в тело. К этому необходимо добавить, что кожа вокруг игл имеет железистые клетки, выделяющие ядовитый секрет красноватого цвета, который при ранении иглой усиливает боль. Часто такая заноза вызывает тяжелое нагноение, поэтому освободиться от иглы лучше сразу, вырезав ее из тела.

Виды семейства диадемовых широко распространены в субтропических и тропических водах Тихого, Атлантического и Индийского океанов. На небольших глубинах в Индийском и Тихом океанах встречаются Diadema setosum (табл. 31) и D. savignyi. Они предпочитают селиться на коралловых отмелях, образованных обломками кораллов, и поражают великолепием окраски. Их темная бархатистая скорлупа темно-коричневого и темно-пурпурного оттенка украшена изумительными по красоте голубовато-синими пятнами. Эти пятна снабжены чувствительными клетками и помогают животному воспринимать малейшую тень, падающую от приближающегося врага. Обычно животное спокойно лежит на дне и медленно вращает длинные иглы, охраняя себя от врагов.

Очень интересное явление наблюдается у D. antillarum, встречающейся в западной части Атлантического океана от берегов Флориды до Бразилии. Этот еж способен менять окраску в зависимости от освещения. Так, темный при дневном свете, за каких-нибудь полтора часа в темноте он становится бледно-серым с белой звездой вокруг апикального поля, окаймленной радужным синим краем, продолжающимся на амбулакры.

Подобное явление было замечено и у другого представителя данного семейства — у Centrostephanus longispinus, распространенного в Средиземном море и прилежащих к нему частях Атлантического океана. Этот удивительно красивый еж с темно-пурпурной скорлупой и длинными тонкими фиолетовыми иглами, опоясанными белыми узкими колечками, в темноте за полчаса становится бледно-серым. В отличие от близких родственников, передвигающихся с помощью амбулакральных ножек, он ходит на длинных иглах, причем довольно быстро, передвигаясь со скоростью 100—150 см/мин.

ОТРЯД КОПЬЕВИДНОЗУБЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (STIRODONTA)

К этому отряду относятся виды с компактным, неподвижным панцирем, покрытым длинными, прочными, полыми внутри иглами. Зубы у них с внутренним килем, копьевидные. Из педицеллярий развиты трезубые и змееголовые.

Древнее семейство *саленииД* (Saleniidae), расцвет которого относится к юрскому периоду, удаленному от наших дней приблизительно на 150—170 млн. лет, имеет представителей и в современных морях. К ним относятся роды Salenia и Salenocidaris. Salenia pattersoni, обитающая в западной, тропической части Атлантического океана, отличается характерной окраской длинных игл, состоящей из чередующихся красных и белых колец. Salenocidaris miliaris распространен на больших глубинах от 1200 до 3000 м в центральной части Тихого океана от Японии до Галапагосских островов. Как все представители этого семейства, он имеет шиповатые первичные иглы только на интерамбулакральных пластинках. Длина этих игл может быть в 4 раза больше горизонтального диаметра. Вторичные иглы короткие и плоские.

Более известны виды семейства *арбациид* (Arbaciidae), которые снабжены сравнительно короткими, гладкими, крепкими первичными иглами. Их может быть больше одной на каждой интерамбулакральной пластинке, как у Arbacia spatuligera.

Почти у всех видов наружный слой (чехол) на первичных иглах исчезает и сохраняется лишь в виде небольшой «чашечки» на иглах ротовой стороны. Интересным распространением обладают виды рода Arbacia. Они встречаются только у западного и восточного берегов Северной и Южной Америки и по Атлантическому побережью Африки, от Анголы до Средиземного моря, включая последнее. Все 6 видов этого рода обитают на мелководье и преимущественно на каменистых грунтах.

Весьма обычен в Средиземном море, у берегов Африки и у Азорских островов *черный морской еж* (A. lixula). Живет он в прибойных местах на скалах и питается известковыми водорослями. Он часто забирается в узкие расщелины между камнями, где бывает недосягаем для своих врагов — морских звезд. Ножки его снабжены чрезвычайно сильными присосками, с помощью которых он

может взбираться по совершенно отвесным скалам в поисках пищи. Ежи эти, диаметром до 5 см, густо покрыты черными иглами длиной 2 см или немного больше, но в темноте они изменяют цвет и становятся коричневыми.

ОТРЯД СВОДЧАТОЗУБЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (CAMARODONTA)

Сводчатозубые ежи составляют один из обширнейших отрядов морских ежей. В этот отряд входит несколько семейств, представители которых широко распространены в современных морях.

Название отряда связано с характерным строением зубов аристотелева фонаря, снабженных внутренним килем, с зубными пирамидками, замкнутыми в виде свода. Значительная часть видов весьма интересна с точки зрения биологии, распространения или хозяйственного использования. К этому отряду относится и основная масса съедобных форм морских ежей.

К сводчатозубым ежам принадлежит самое известное семейство морских ежей — *стронгилоцентротиды* (Strongylocentrotidae), виды которого обитают в основном в арктических и умеренных районах северного полушария. Стронгилоцентротиды в наших морях представлены 12 видами. Самый известный род в этом семействе — род *стронгилоцентротусов* (Strongylocentrotus). Среди них прежде всего следует назвать *обыкновенного морского ежа* (S. droebachiensis), широко распространенного в северных частях Атлантического и Тихого океанов и в Арктике от литорали до глубины свыше 1000 м (табл. 32). Его часто используют в пищу калан, песцы и птицы.

На литорали южной части Приморья, в заливе Петра Великого, вдоль северо-западного берега Японии и в Желтом море можно встретить крупных (диаметром до 10 см) темных ежей, медленно шагающих на своих длинных черных иглах. Это *невооруженный стронгилоцентротус* (S. nudus) (табл. 36, 37).

Пурпурный стронгилоцентротус (S. purpuratus), по сообщению И р в и н а, проделывает большое количество нор в стальных сваях портовых сооружений Тихоокеанского побережья Калифорнии. Этот среднего размера еж (табл. 37) покрыт многочисленными крепкими длинными, пурпурного цвета иглами, вращая которыми он высверливает себе углубления. Очевидно, и зубы помогают ему в этой работе.

В районе Калифорнии и к югу от нее распространен самый крупный вид из современных ежей — Strongylocentrotus franciscanus. Размеры его скорлупы примерно равны детской голове (превышают 16 см в диаметре). Икра его употребляется в пищу человеком, поэтому промысел его с каждым годом увеличивается.

У нас в СССР добывают пкру япономорских видов рода стронгилоцентротусов, чаще *промежуточного стронгилоцентротуса* (S. intermedius).

В больших количествах у берегов Японии промышляют представителей рода *хемицентротусов* (Hemicentrotus), например H. pulcherrimus. Это не очень крупные ежи, диаметр их скорлупы едва достигает 4 см. Промысел этих ежей составляет около 16 тыс. т в год.

Значительное количество добываемых ежей относится к семейству *эхинид* (Echinidae), отличающемуся главным образом строением створок шароносных (глобиферных) педицеллярий. Наиболее характерный род семейства — род *эхинусов* (Echinus), содержащий 17 видов, половина из которых распространена в Атлантическом океане. К этому роду относится *съедобный морской еж* (E. esculentus), добываемый у берегов Португалии, в некоторых районах Великобритании, в Северном море. Распространен он от Баренцева моря до берегов Испании и Португалии, предпочитает селиться в прибрежных водах от литорали до глубины 40 м, реже до 100 м, но известны случаи его нахождения на глубине 1200 м. Внешний вид этого ежа очень красив. Он обладает крупной, диаметром до 16 см, шарообразной скорлупой красноватого цвета, покрытой короткими тонкими красноватыми иглами с фиолетовыми кончиками и большим количеством педицеллярий, при помощи которых животное содержит в чистоте скорлупу, а также добывает себе пищу. Этот еж всеяден. Кишечник его всегда плотно набит различными водорослями, особенно морской капустой, а также остатками различных мелких животных: усоногих раков, гидроидных полипов, мшанок и даже остатками других морских ежей. Благодаря этому его легко содержать в аквариуме. В спокойном состоянии он долго может сидеть на дне аквариума, вытянув вверх целый лес амбулакральных ножек. При помощи ножек, игл и педицеллярий он доставляет пищу ко рту. Любопытно, что при передвижении этот еж часто использует зубы аристотелева фонаря. При этом зубы погружаются в субстрат, смыкаются и приподнимают ежа, затем он продвигается вперед с помощью игл. Двигаясь на амбулакральных ножках, он может проходить 15 см за 1 мин.

Вдоль европейского берега Атлантического океана от Норвегии до Марокко можно встретить *берегового морского ежа* (Psammechinus miliaris). Он довольно обычен на устричных банках и в прибойных местах. Сильные волны ему не страшны, так как с помощью грубых коротких игл он проделывает углубление в грунте, где и скрывается. Диаметр его скорлупы не более 50 мм, цвет ее зеленоватый, иглы зеленые с фиолетовым кончиком. Питаясь всевозможной животной пищей (гидроидами, сидячими полихетами, молодыми устрицами и т. д.), он, подобно морским звездам, нано-

сит вред устричным хозяйствам. Этот еж настолько всеяден, что в аквариуме ел асцидий, мертвую рыбу, икру, сырое мясо, раков, мертвых крабов, мягкие части моллюсков, мианок, червей, гидроидов, губок, различные водоросли, в том числе и известковые. Известны случаи, когда этот еж жил в аквариуме в течение трех лет. При кормлении в неволе пищу кладут животному прямо на его панцирь, тогда он быстро начинает передвигать ее в рот с помощью ножек и игл.

Наиболее известным сверлильщиком скал является *скальный морской еж* (Paracentrotus lividus), распространенный от берегов Великобритании до Африки, включая Средиземное море. Он образует часто огромные скопления на наклонных скалистых поверхностях и в зарослях морской травы. Его можно встретить от литорали до глубины 30 м. Любопытно, что средиземноморская раса этих ежей несколько отличается поведением от поведения атлантической расы. Так, особи, живущие в Атлантическом океане, поселяются в углублениях скал, проделанных ими с помощью игл и зубов. Напротив, в Средиземном море они никогда не сверлят скалы, а селятся на слабонаклонных поверхностях и прикрывают себя кусками ракушки, морской травы и другими предметами. Сверление убежищ связано, очевидно, с большой разрушительной силой океанического прибоя. Иногда морские ежи оказываются замурованными в убежищах, так как диаметр входа в норку становится меньше диаметра тела ежа. Спасаясь от волн, маленький еж делает себе в скале убежище и остается там на длительное время. Тело его растет, он расширяет вокруг себя углубление, но вход в него остается прежним, и еж через некоторое время становится пленником своего дома, питаясь только тем, что принесут ему волны в норку. Ежи эти растительноядны, они поедают различные водоросли и морскую траву. Скорлупа их достигает диаметра 7 см. Окраска ее варьирует от темно-фиолетового до зеленовато-коричневого цвета. По некоторым наблюдениям, самцы и самки различаются по цвету: самцы более темные, а самки более яркие. Половой диморфизм проявляется и в очертании панциря, более плоского у самок. Половые продукты выметываются в воду небольшими порциями в течение лета.

Для многих животных этот еж опасен. Его педицеллярии ядовиты. Вытяжка из 30 педицеллярий быстро убивала краба длиной 4—5 см. Однако другие иглокожие, а также и человек оказались невосприимчивыми к этому яду. Икру скального морского ежа употребляют в пищу. Основной его промысел ведется в Средиземном море.

По берегам Чили и Эквадора добывают *белого локсехинуса* (Loxechinus albus), икру которого едят в жареном виде.

Среди представителей семейства *эхинометрид* (Echinometridae) особенно интересны ежи Heterocentrotus mammillatus и Colobocentrotus atratus. Оба вида широко распространены на литорали тропических районов Индийского и Тихого океанов и удивительно приспособлены для жизни в условиях сильного прибоя.

Heterocentrotus mammillatus (табл. 30) обладает очень толстыми, грубыми иглами, помогающими ему рыть пещерки в коралловом полипняке. Проделывает он это главным образом иглами ротовой стороны, концы которых снабжены тонкими зубцами. Норка эта столь мала, что животное в ней едва поворачивается. Иногда растущий еж остается замурованным в пещере и питается только тем, что заносит ему в убежище морской прибой, поэтому норки этого ежа бывают буквально вылизаны.

Colobocentrotus atratus (табл. 30) хорошо приспособился к жизни в полосе сильного прибоя. Скорлупа его низкая, овальная, вооружена короткими многоугольными иглами. По краю ротовой стороны расположены лопатовидные иглы. Плоская ротовая поверхность панциря вместе с направленными косо вниз лопатовидными краевыми иглами и многочисленными амбулакральными ножками создает столь мощный присасывательный диск, что отцепить ежа от скалы можно лишь с помощью ножа. Уплощенная аборальная поверхность скорлупы, вооруженная короткими многоугольными иглами, прекрасно противостоит действию волн. Питается этот еж различными организмами, живущими рядом с ним, например известковыми водорослями. Комменсалом этого ежа можно считать планарию Ceratoplana colobocentroti, которая прячется под его панцирем, чтобы удержаться в прибое. К числу его сожителей можно отнести маленького крабика Proechinoecus dimorphicus и один вид моллюсков.

В прямой кишке морского ежа Caenocentrotus gibbosus, распространенного на литорали Перу и Чили, поселяется краб Pinaxodes chilensis, который, разрастаясь, может деформировать кишку и причинить ежу вред, хотя сам получает прекрасную защиту.

В Атлантическом океане рыбаки острова Мартиника ловят на коралловых рифах, ограничивающих большую лагуну, морского ежа Tripneustes ventricosus, относящегося к семейству *токсопневстид* (Toxopneustidae). Добывают его либо ныряльщики, либо с плотов при помощи бамбуковой палки, расщепленной на конце. Собранных ежей на берегу вскрывают, вынимают из скорлупы икру и варят ее в котле на слабом огне, пока она не будет иметь вид густой массы цвета пчелиного воска, после чего ее снова закладывают в очищенную скорлупу ежей. Панцири ежей с вареной икрой продаются разносчиками поштучно. Ежегодно креольское население потребляет столь большое количество ежей, что местами на острове их панцири образуют целые горы.

Наряду со съедобными ежами в этом семействе имеются виды, яд которых опасен не только для различных животных, но и для человека. Все они распространены в прибрежных водах тропических районов Мирового океана. Наиболее обычен на литорали и в прибрежных водах Индийского и Тихого океанов, от Красного моря и восточного берега Африки до Японии, Австралии и островов Фиджи, Toxopneustes pileolus. Действие его яда на человека было описано выше. Его крупная скорлупа покрыта зеленоватыми иглами с белыми или красными кончиками. Окраска особей может сильно варьировать и иногда бывает даже красной или пурпурной. Среди игл панциря разбросано большое количество мелких глобиферных педицеллярий, створки которых всегда раскрыты (табл. 31). Крупные глобиферные педицеллярии встречаются реже мелких, створки их всегда сомкнуты. Длина их головки достигает 2—3 мм. Под головкой на стебельке имеются железы, которые выделяют чрезвычайно ядовитый беловатый секрет. Ядовитая жидкость этих желез была названа токсопнеустес-токсин.

В Средиземном море и прилегающих к нему районах Атлантического океана живет морской еж Sphaerechinus granularis. Этот вид, распространенный преимущественно на литорали, очень красив. Его крупная, диаметром до 13 см, скорлупа имеет пурпурную окраску, с более светлыми зонами на амбулакрах и зеленоватым апикальным полем. На скорлупе расположены фиолетовые или пурпурные иглы с белыми концами. Еж часто забирается в расщелины между скалами, но сам никогда не делает норок. Подобно многим мелководным животным, часто прикрывает себя кусками водорослей, ракушек или другими предметами. Обычно он медленно ползает среди зарослей водорослей, питаясь ими. Иногда собирает детрит с находящимися в нем мелкими организмами. Его ядовитые глобиферные педицеллярии являются защитным приспособлением против нападения главных врагов — морских звезд. Ежу удается спастись, если нападает лишь одна звезда, но при одновременном нападении нескольких хищников его не спасают даже ядовитые педицеллярии.

Представители семейства *темноплеурид* (Temnopleuridae) отличаются от всех остальных морских ежей тем, что пластинки их панциря имеют тот или иной орнамент, образованный различными углублениями, ямками, порами, бороздами, ребрами. В современной фауне известно 82 вида этого семейства, относящихся к 22 родам. Все темноплеуриды распространены преимущественно в тропической области Атлантического, Индийского и Тихого океанов, и только единичные виды в Тихом океане доходят на север до берегов острова Хоккайдо, а на юг — до Новой Зеландии. Сравнительно недавно, в 1970 г., вид Temnopleurus reevesii, находимый ранее у южной оконечности Африки, у Шри-Ланки, у южного берега Суматры, в Сиамском заливе, в районе Малайского архипелага, у юго-западного и восточного берегов Японии, был обнаружен на глубине 15 м у острова Парамушир (Курильские острова).

ПОДКЛАСС НЕПРАВИЛЬНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (IRREGULARIA)

В этом подклассе 2 надотряда: *гнатостоматы* (Gnathostomata) и *ателостоматы* (Atelostomata).

НАДОТРЯД ГНАТОСТОМАТЫ (GNATHOSTOMATA)

К этой группе морских ежей относятся 2 отряда: Holectypoida и Clypeasteroida. Представители первого отряда процветали в юрский и меловой периоды мезозойской эры, затем почти нацело вымерли, и до наших дней дошли только немногие, довольно редко встречающиеся виды.

ОТРЯД ПЛОСКИЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (CLYPEASTEROIDA)

Это большой отряд, представленный многочисленными ископаемыми и современными формами.

Отличительным признаком видов данного отряда является плоская, почти дисковидная скорлупа, иногда имеющая по краям вырезы, как у Rotula orbiculus (табл. 28), или даже сквозные отверстия, как, например, у Mellita longifissa (рис. 134).

На спинной стороне у представителей этого отряда имеется характерная фигура в виде пяти лепестков цветка (петалоиды), образованная амбулакральными рядами. Анальное отверстие у этих ежей перемещается на край скорлупы или даже на брюшную сторону, в центре которой расположен рот, снабженный крупными зубами.

Весь панцирь плоских ежей густо покрыт мелкими иголочками, придающими ему щетинистый либо бархатистый вид.

Этот отряд, насчитывающий большое число видов, распространен почти исключительно в тропических морях. В наших водах встречаются лишь виды двух родов: *скафехинусов* (Scaphechinus) и *эхинарахниусов* (Echinarachnius), относящихся к семейству *скутеллид* (Scutellidae).

Большинство плоских ежей живет в мягком грунте, где они могут двигаться во всех направле-

ниях, как, например, *обыкновенный плоский морской еж* (Echinarachnius parma). Этот коричневатого или лиловатого цвета еж, покрытый зеленоватыми иголками, имеет низкий, с довольно тонким краем панцирь, диаметр которого доходит до 10 см. Он при помощи иголок накапывает на себя грунт и за 10—15 мин может скрыться из виду. Ежи эти обнаружены на глубине до 1625 м и местами образуют большие скопления. Представители данного вида встречаются в северной и северо-западной части Атлантического океана, затем в южной части Чукотского моря и в северных районах Тихого океана вдоль азиатского берега на юг до залива Посьета и берегов Японии, а вдоль американского — до Пьюджет-Саунд, включая Алеутские острова.

Интересно, что молодые ежи Echinarachnius parma выбирают из песка черные тяжелые зерна оксидов железа и наполняют ими дивертикулы (выросты) кишечника. Этим они утяжеляют свое тело, так как плотность таких зерен в 2,5 раза больше плотности самих ежей. Таким способом они противостоят вымыванию их из грунта. Взрослые ежи тяжелых зерен не накапливают.

В Японском море, в заливе Петра Великого, у северных Японских и Южных Курильских островов, у берегов Южного Сахалина можно встретить на песке на глубинах от 1 до 50 м небольшого, с зеленовато-серого цвета скорлупой морского ежа. Это *серый скафехинус* (Scaphechinus griseus). Он живет в песке, зарываясь в грунт приблизительно на 4 см.

Сведения о питании плоских ежей весьма скудны. Видимо, пищевые частицы и микроорганизмы направляются действием ресничек по бороздам брюшной стороны в рот. В кишечнике плоских ежей можно обнаружить мелкие песчинки, кусочки растений, диатомовых водорослей, корненожек, мелких копепод и т. д.

НАДОТРЯД АТЕЛОСТОМАТЫ (ATELOSTOMATA)

Этот надотряд, подобно предыдущему, содержит 2 отряда, один из которых — Cassiduloida — в современной фауне представлен немногими редкими видами. Второй отряд — Spatangoida — весьма обширен и представлен в современных морях многочисленными видами, относящимися к 13 семействам.

ОТРЯД СЕРДЦЕВИДНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ (SPATANGOIDA)

Ежи данного отряда отличаются причудливой и удивительно разнообразной формой, напоминающей то яйцо, то бутылку, то вазу, то сердце.

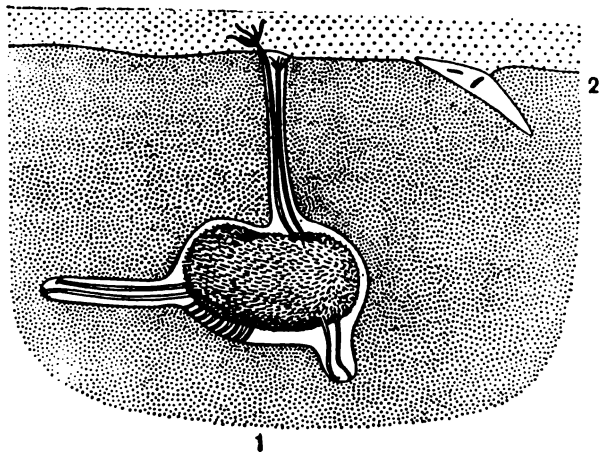


Рис. 134. Закапывание морских ежей в грунт:
1 — Echinocardium cordatum; *2* — Mellita longifissa.

У них нет аристотелева фонаря, рот снабжен губами или одной губой, приспособленной для копания грунта.

Виды этого обширного отряда широко распространены по всем морям и встречаются как в прибрежной полосе, так и на больших глубинах. Рассмотрим наиболее интересных его представителей.

К семейству *ловениид* (Loveniidae) относится самый обычный, обитающий в умеренных широтах Атлантического и Тихого океанов от литорали до глубины 230 м вид — *настоящий сердцевидный еж* (Echinocardium cordatum). Этот еж живет зарываясь в песчаный грунт (рис. 134), где делает ходы, укрепляя их стенки слизистыми выделениями. Он зарывается в грунт с помощью боковых игл приблизительно на глубину 20 см. Когда еж сидит в грунте, то с поверхностью его связывает вертикальный ход, сцементированный слизью. Через этот ход благодаря движениям игл, вызывающих круговорот воды в норке, в нее поступает свежая вода, содержащая кислород, необходимый для дыхания. Кистеобразные передние ноги животного сильно вытягиваются, высовываются через вертикальный ход (трубку) наружу. Липкие выросты этих ножек довольно быстро собирают с поверхности грунта необходимое количество пищи и, втягиваясь обратно в норку, передают пищевые частицы иглам на верхней губе, которые их направляют в рот. В то же самое время задние ножки растягиваются на несколько сантиметров назад в задпюю трубку и способствуют лучшему удалению экскрементов.

Ежи в поисках пищи медленно ползают в грунте, отталкиваясь веслообразными брюшными иглами. При этом задняя трубка осыпается, а верхняя (дыхательная) трубка делается заново. Ежи редко появляются на поверхности грунта, так как рискуют быть унесенными волнами прилива.

Пурпурный сердцевидный еж (Spatangus purpureus), относящийся к семейству *спатангид* (Spatangidae), делает менее глубокие ходы. Он живет чаще на битой ракушке и углубляется всего на 5 см от поверхности, не сооружает дыхательного хода. Этот крупный еж, достигающий длины 12 см, имеет пурпурного цвета панцирь и более светлые, иногда даже белые, изогнутые иглы спинной стороны. Распространен он в северной части Атлантического океана вдоль европейского берега до Азорских островов и Средиземного моря. Встречается до глубины 900 м.

Размножается этот еж в летние месяцы, как большинство его собратьев, откладывает яйца в воду, где они проходят личиночную стадию эхиноплутеуса, характеризующуюся длинным задним отростком.

В Беринговом море и вдоль тихоокеанского берега Северной Америки на юг до Калифорнии распространен Brisaster townsendi (табл. 37), принадлежащий к семейству *шизастерид* (Schizasteridae). Живет он на глубине от 120 до 1045 м.

В Тихом океане на глубине от 2150 до 5200 м встречается *яйцевидный морской еж* (Aeropsis fulva) из семейства *эропсид* (Aeropsidae). Его хрупкое овальное тело, суживающееся к заднему концу, имеет сильно выступающий передний амбулакр. Вся скорлупа покрыта нежными иглами, расширенными на конце (табл. 42).

На больших глубинах встречаются и виды семейства *пурталезиид* (Pourtalesiidae), характеризующиеся вытянутой формой тела с хоботообразным выступом на конце, как у Pourtalesia tanneri (табл. 42).

В Атлантическом океане на глубине свыше 1500 м обитает почти бутылкообразной формы еж Echinosigra paradoxa. Его хрупкая скорлупа едва достигает длины 3,5 см.

ПОДТИП АСТЕРОЗОИ

(ASTEROZOA)

КЛАСС МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ

(ASTEROIDEA)

Название класса Asteroidea (*морские звезды*) происходит от формы тела объединяемых в этом классе представителей иглокожих, имеющих вид звезды, чаще всего пятиконечной, или плоского правильного пятиугольника.

Среди животных, доживших до наших дней, морские звезды — одна из наиболее древних групп. В ископаемом состоянии они известны с нижнего палеозоя — с ордовикского периода, отстоящего от нашего времени примерно на 400 млн. лет.

В морях с нормальной соленостью различных морских звезд всегда можно увидеть у самого берега — на литорали, т. е. в зоне, заливаемой водой во время прилива и обнажающейся при отливе. Поэтому морские звезды были хорошо известны человеку уже в глубокой древности. Изображения их были обнаружены на фресках 4000-летней давности, найденных при раскопках на острове Крит. Само название aster, т. е. звезда, было дано этим удивительным животным еще древними греками. Аристотель более 2 тыс. лет назад включил морских звезд в созданную им классификацию животных, и ему было известно, что «они, нападая, высасывают многие раковины».

При общем весьма однотипном плане строения всех представителей класса морских звезд, они очень разнообразны как по внешней форме, размерам, окраске и характеру известковых скелетных образований (пластинок, игл, пипов, педицеллярий), от которых очень зависит внешний облик животного, так и по образу жизни и условиям, в которых они обитают. Известно более 1500 современных видов морских звезд, относящихся примерно к 300 родам и 30 семействам.

Морские звезды — типичные обитатели океанов и морей, воде которых присуща нормальная океаническая соленость (около 35‰). Ни один из представителей морских звезд не сумел приспособиться к жизни в пресных водах. В сильно опресненных морях звезды или отсутствуют, как, например, в Азовском и Каспийском морях, или в них проникают лишь единичные виды, представленные угнетенными формами. Так, взрослые осо-

би Asterias rubens проникают в западную часть Балтийского моря до районов с соленостью 8‰ (у острова Рюген), но не способны размножаться при таком сильном опреснении, и популяция этой звезды поддерживается здесь за счет приноса готовых к оседанию личинок из более осолоненных районов. А единственная морская звезда, проникшая из Средиземного моря в Черное,— Marthasterias glacialis — живет лишь в его наиболее осолоненном юго-западном районе, вблизи пролива Босфор. Такая солелюбивость морских звезд связана с тем, что все они относятся к пойкилосмотическим животным, т. е. к таким, которые не способны регулировать общую концентрацию солей в жидкостях, заполняющих полость тела. Поэтому концентрация солей в полостных жидкостях, омывающих ткани и внутренние органы звезд, всецело зависит от солености окружающей воды, и сильное опреснение оказывается губительным для этих типично морских животных.

При благоприятных условиях некоторые виды морских звезд могут размножаться в очень больших количествах и образовывать популяции большой плотности. В океанах и полносоленых морях морские звезды распространены повсеместно — от Северного Ледовитого океана и вод, омывающих побережья Антарктиды, до тропических и экваториальной зон океана. Они обильны и на литорали наших северных морей, где выдерживают резкие сезонные колебания температуры, а в зимнее время могут даже промерзать, и на постоянно прогретых тропических мелководьях, где многочисленные виды обитают среди скоплений рифообразующих кораллов. По мере увеличения глубины разнообразие морских звезд сильно убывает, но и на дне ложа океана с его постоянно однородными условиями — отсутствием света, низкой температурой и громадным давлением — они встречаются повсюду, а представители трех семейств — Porcellanasteridae, Pterasteridae и Brisingidae — проникают до глубин более 6 км. При работах советского экспедиционного судна «Витязь» в Тихом океане были пойманы два вида звезд из родов Porcellanaster и Hymenaster: первый в желобе Яп на глубине 8720 м, а второй в Филиппинском желобе на глубине 9990 м, что до сих пор остается самым глубоководным нахождением морских звезд.

Все морские звезды во взрослом состоянии ведут донный образ жизни, ползая по поверхности дна или закапываясь в песок или ил. Многие звезды, особенно из числа обитающих на мелководьях, активные хищники, питающиеся различными моллюсками, ракообразными, кишечнополостными и другими беспозвоночными, в том числе и иглокожими. Наряду с этим среди глубоководных звезд очень распространены и илоядные формы, заглатывающие грунт, в котором они живут, и использующие в пищу содержащиеся в нем органические остатки.

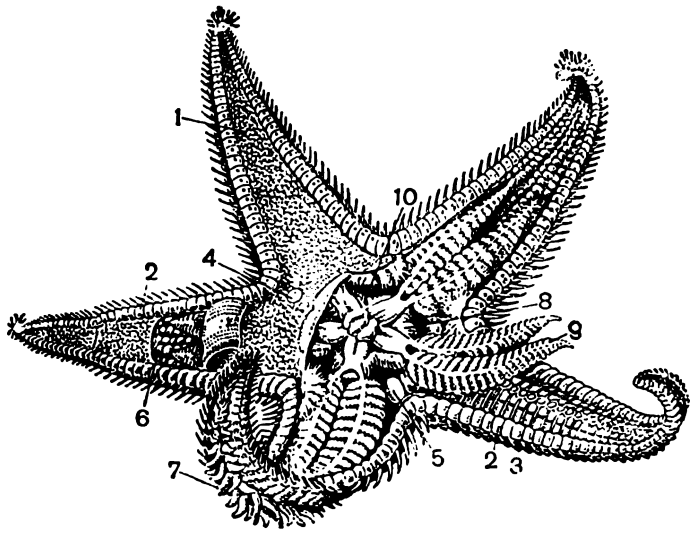


Рис. 135. Морская звезда Astropecten, вскрытая со спинной стороны:

1 — кожа; *2* — верхние краевые пластинки; *3* — нижние краевые пластинки; *4* — мадрепоровая пластинка; *5* — полиев пузырь; *6* — ампулы амбулакральных ножек; *7* — амбулакральные ножки; *8* — желудок; *9* — печеночные выросты; *10* — половая железа.

По-видимому, морские звезды были очень многочисленны в морях прошлых геологических эпох, но целые, хорошо сохранившиеся экземпляры встречаются в ископаемом состоянии довольно редко. Известковые пластинки морских звезд не образуют единого скелета, а скреплены друг с другом соединительной тканью и мускулами. Поэтому чаще в ископаемом состоянии находят лишь разрозненные пластинки или отпечатки звезд. Поэтому до сих пор в ископаемом состоянии известно лишь около 300 видов морских звезд.

Морские звезды обычно имеют более или менее уплощенное тело с центральным диском, постепенно переходящим в радиально расходящиеся от него лучи, или руки (рис. 135). Обращенная книзу сторона звезды с ротовым отверстием в центре называется оральной, т. е. ротовой, а верхняя сторона — аборальной. Иногда оральную сторону условно называют брюшной, а аборальную — спинной. У звезд, которые имеют анальное отверстие, оно располагается вблизи центра аборальной стороны диска. Посередине нижней стороны каждого луча проходит борозда, в которой находятся многочисленные мягкие подвижные выросты — амбулакральные ножки, служащие звезде для передвижения.

Типичным для морских звезд является пятилучевое строение, но довольно многочисленные виды имеют шесть или больше лучей. У обитающих в антарктических водах звезд из рода Labidiaster число лучей может достигать 15, а у солнечной звезды Heliaster даже 50. Иногда число лучей

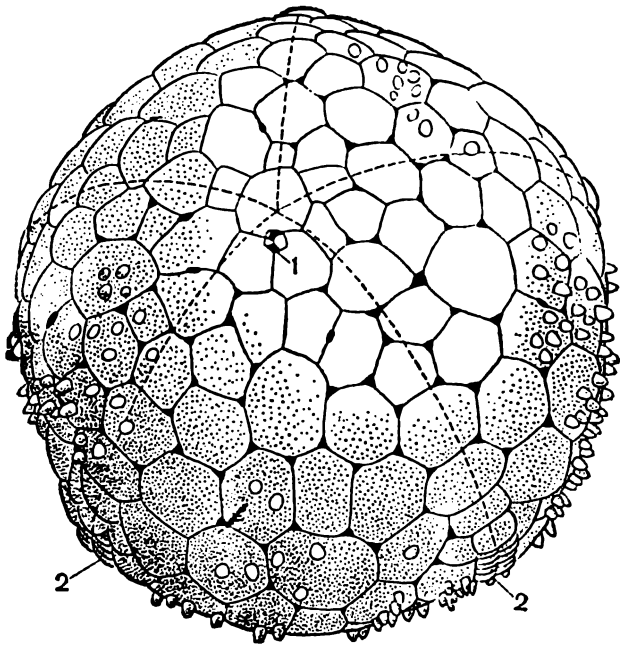


Рис. 136. Шаровидная звезда Podosphaeraster polyplax (сем. Sphaerasteridae, отряд Tumulosida), вид со спинной стороны:

1 — анальное отверстие; *2* — амбулакральная борозда. Пунктирные линии проведены по радиусам, соответствующим спинной стороне лучей.

бывает различно у разных особей одного вида. Так, у обычной в наших северных и дальневосточных морях звезды Crossaster papposus число лучей колеблется от 8 до 16. В некоторых случаях число лучей у морских звезд одного и того же вида может меняться в зависимости от района обитания, в других оно может увеличиваться по мере роста звезды. Соотношение размеров лучей и диска также бывает очень различно. Для характеристики формы тела морских звезд обычно используют показатель соотношения длины радиуса (R), т. е. расстояния от центра диска до конца одного из лучей, и интеррадиуса (r) — расстояния от центра диска до его края в середине между лучами. Наиболее часто длина лучей в 3—5 раз превышает радиус диска. У наиболее длинолучевых звезд, например у некоторых глубоководных Brisingidae с очень маленьким диском и многочисленными очень тонкими и хрупкими лучами, R может в 20—30 раз превышать r, а у многих звезд (например, у обычной у наших берегов Японского моря патирии — Patiria pectinifera из семейства Asterinidae) лучи могут лишь немного выдаваться за края широкого диска и тело имеет форму почти правильного пятиугольника, в одних случаях настолько уплощенного, что звезда похожа на плоское печенье, в других более или менее выпуклого. Известны даже звезды, внешний вид которых так изменен, что с первого взгляда их трудно признать за морских звезд. У обычной обитательницы коралловых рифов *новогвинейской кульциты* (Culcita novaeguineae) (табл. 31) сильно вздутое тело напоминает по форме почти круглую подушку или булку. Однако такая форма тела развилась вторично и характерна лишь для взрослых особей, а совсем молодые кульциты выглядят как обычные плоские пятиугольные звездочки. Еще сильнее изменены виды рода *подосферастеров* (Podosphaeraster) (рис. 136), найденные в Южно-Китайском море и в Бискайском заливе. Подосферастер имеет вид шарика диаметром около 1 см и внешне больше похож на морского ежа, чем на звезду. Однако пять амбулакральных борозд проходят у него лишь по нижнему полушарию, соответствующему оральной стороне прочих звезд, тогда как у морских ежей полосы пластинок с амбулакральными ножками переходят и на верхнюю часть тела. Размеры морских звезд очень различны. У самых мелких видов диаметр, или, точнее, наибольшее расстояние между концами противоположно направленных лучей, не превышает 1—1,5 см, тогда как у наиболее крупных особей некоторых видов родов Acanthaster (табл. 31, 40) и Pycnopodia (табл. 37) оно может достигать 50 и даже 80 см, а у Freyella gelex длина каждой из ее десяти рук равна 45 см.

У многих морских звезд, главным образом у видов, обитающих на литорали и на небольших глубинах, верхняя сторона тела часто окрашена в очень яркие цвета, тогда как нижняя обычно имеет бледную желтоватую окраску. В окраске аборальной стороны преобладают разнообразные оттенки оранжевого, розового и красного цветов, но также встречаются звезды, окрашенные в фиолетовый, синий, зеленый, коричневый и даже черный цвет. Иногда расцветка бывает пятнистой и различные яркие цвета могут образовывать причудливый рисунок. Звезды, населяющие глубины океана, иногда окрашены в красноватые цвета, но чаще лишены яркой пигментации и выглядят желтоватыми или грязно-серыми. Окраска звезд зависит от пигментных включений, находящихся в клетках кожного эпителия.

При первом взгляде на морскую звезду прежде всего замечаешь многочисленные, расположенные на поверхности тела элементы известкового скелета — пластинки, иглы, шипы, бугорки и т. п. Однако в действительности скелет морских звезд по происхождению не наружный, как, например, у моллюсков или членистоногих, а внутренний, образующийся в соединительнотканном слое стенки тела. Все заметные снаружи части скелета одеты покровным эпителием и тонким слоем соединительной ткани, но у взрослых животных эти покровы на наиболее выступающих частях могут стираться, обнажая скелетную основу.

Основной опорный скелет звезд (рис. 137) состоит из многочисленных отдельных известковых пластинок, связанных между собой соединительной тканью и мускулами. Скелет оральной стороны развит сильнее. Вдоль всей нижней стороны

каждого луча проходят два ряда амбулакральных пластинок, имеющих вид лежащих поперек луча продолговатых брусочков. Наклонно расположенные противолежащие пластинки каждого ряда соединены верхними концами, образуя как бы крышу идущей вдоль луча амбулакральной борозды. К этим пластинкам с каждой стороны борозды примыкает продольный ряд адамбулакральных пластинок, за которыми следует по два ряда краевых (маргинальных) пластинок, образующих боковые края лучей и диска. У одних звезд краевые пластинки крупные, хорошо заметные снаружи, у других они развиты слабо и мало отличаются от скелетных пластинок верхней стороны звезды. У большинства звезд в той или иной мере развиты дополнительные ряды пластинок, особенно в интеррадиальных пространствах нижней стороны диска. Скелет верхней стороны тела у разных звезд развит в очень различной степени. У одних звезд он состоит из пластинок, сплошь выстилающих всю спинную поверхность, у других образует неправильную сеть из многочисленных соприкасающихся своими концами пластинок.

В одном из интеррадиусов верхней стороны диска, обычно вблизи его края, находится мадрепоровая пластинка, бороздчатая поверхность которой пронизана мелкими порами. Через мадрепоровую пластинку осуществляется связь амбулакральной системы с внешней средой.

Кроме опорного скелета у морских звезд есть разнообразные и многочисленные скелетные придатки, чаще всего в виде игл или шипов, имеющих защитное значение. Иглы могут быть простыми и в виде паксилл, представляющих собой известковые столбики, увенчанные на вершине группой мелких шипиков или иголочек. У некоторых звезд паксиллы сидят на спинной поверхности так тесно, что их шипики образуют сплошной покров. Часть игл видоизменена в мелкие щипчики различной формы — педицеллярии, сидящие непосредственно на пластинках основного скелета или на иглах либо поднимающиеся над ними на гибких стебельках. Подвижные и очень многочисленные педицеллярии очищают поверхность тела от загрязнения, схватывая и отбрасывая попадающие на нее посторонние частицы. Наряду с этим они могут выполнять и защитную функцию.

В промежутках между скелетными пластинками спинной стороны, а у некоторых звезд и на оральной стороне наружу выступают многочисленные нежные тонкостенные выросты, в которые заходит полость тела,— п а п у л ы, или к о ж н ы е ж а б р ы, служащие для дыхания (рис. 138, *А*). В значительной степени дыхание происходит и через стенки амбулакральных ножек, а иногда и через другие участки поверхности тела.

Передвигаются морские звезды при помощи многочисленных амбулакральных ножек, попарно отходящих от тянущихся до конца каждого луча радиальных каналов амбулакральной системы (рис. 116). Через промежутки между амбулакральными пластинками скелета ножки выходят наружу в амбулакральную борозду. Располагаются ножки большей частью двумя, а у некоторых звезд четырьмя рядами вдоль всей длины луча. Общее их число в каждом из лучей может доходить до нескольких сотен. Каждая ножка соединена с находящейся внутри луча ампулой — мускулистым мешочком в виде небольшого пузырька, способного сокращаться и растягиваться. Сами ножки также могут сильно вытягиваться и сжиматься, а также изгибаться в любом направлении. У большинства звезд ножки снабжены на конце присосками. Одна присосавшаяся к какой-либо поверхности ножка, сокращаясь, может развивать усилие до 30 г, а при совместном координированном действии многочисленных ножек нескольких лучей сила тяги, развиваемая звездой, может доходить до нескольких килограммов. Этого,

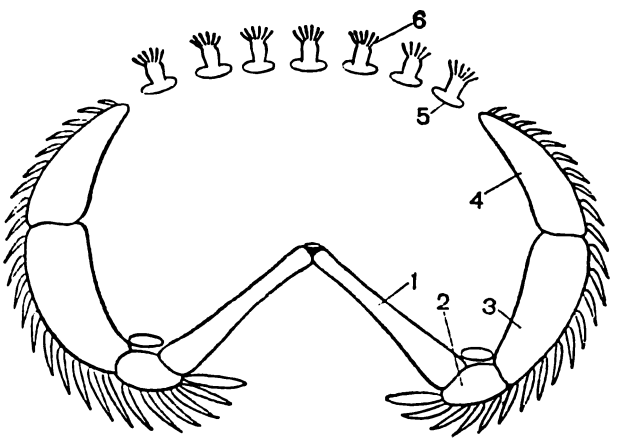
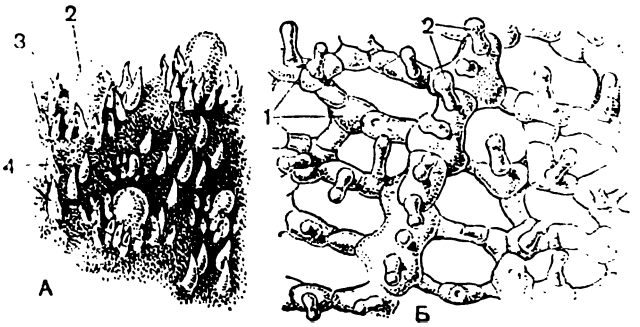


Рис. 137. Схема расположения скелетных пластинок морской звезды на поперечном разрезе луча:

1 — амбулакральная, *2* — адамбулакральная, *3* — нижняя краевая, *4* — верхняя краевая пластинки; *5* — пластинки аборальной стороны; *6* — паксиллы.

Рис. 138. Поверхность кожи аборальной стороны (*А*) и аборальный скелет (*Б*) морской звезды Asterias rubens (сем. Asteriidae, отряд Forcipulatida):

1 — пластинки; *2* — иглы; *3* — педицеллярии; *4* — кожные жабры.



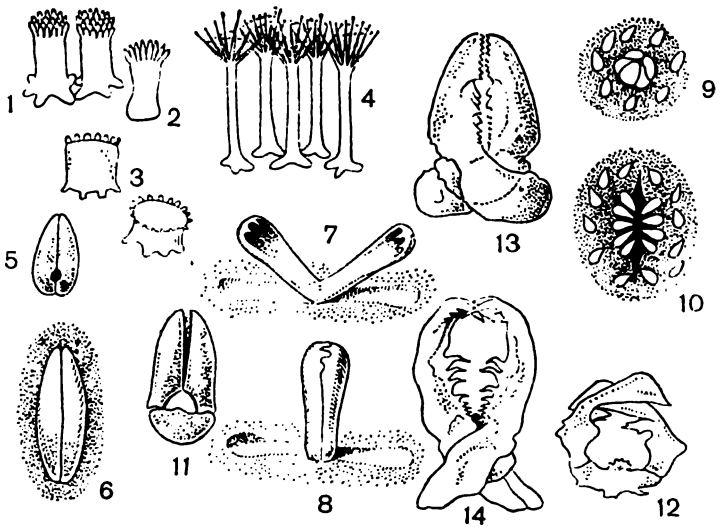


Рис. 139. Паксиллы и педицеллярии морских звезд: *1—3* — паксиллы явнопластинчатых звезд; *4* — паксиллы звезд из сем. Pterasteridae, поддерживающие супрадорсальную мембрану; *5—10* — педицеллярии явнопластинчатых звезд: *5* — Luidia, *6* Hippasteria (сем. Goniasteridae), *7, 8* — открытая и закрытая педицеллярии Hacelia (сем. Ophidiasteridae), *9* — пучковидная педицеллярия звезд сем. Astropectinidae, *10* — гребенчатая педицеллярия звезд сем. Benthopectinidae; *11, 12* — прямые и *13, 14* — скрещенные педицеллярии педицеллярневых звезд.

оказывается, более чем достаточно для передвижения звезды даже вверх по вертикальной плоскости, а также для удержания довольно крупной добычи и для открывания плотно сомкнутых раковин двустворчатых моллюсков. Любопытно, что сила сцепления присоски ножки с субстратом превышает атмосферное давление и более 40% этой силы обусловлено не присасывательным действием образуемого присоской вакуума, а клейкой слизью, постоянно выделяемой железистыми клетками эпителия присоски. Амбулакральные ножки снабжены только продольной мускулатурой, обеспечивающей их сокращение, а растягивание их вызывается гидростатическим давлением жидкости, нагнетаемой в ножки из сжавшихся ампул.

Мускулатура у морских звезд развита относительно слабо. Мускульный тяж, проходящий вдоль спинной стороны каждого луча, служит для изгибания луча кверху. Система мышц, связывающих скелетные пластинки оральной стороны, обеспечивает сужение и расширение амбулакральной борозды, боковое изгибание лучей и расширение ротового отверстия для заглатывания пищи. Мускульными волокнами снабжены наружные скелетные придатки, амбулакральные ножки, кожные жабры. Морские звезды глубоководного семейства Benthopectinidae (отряд Notomyotida), для которых характерны длинные и гибкие лучи, отличаются от всех других звезд парными мускульными тяжами, проходящими по сторонам каждого луча вдоль его спинной поверхности. По-видимому, звезды этого семейства способны с помощью таких мускулов совершать движения, позволяющие им всплывать и проплывать небольшие расстояния вблизи дна. Способны немного всплывать и некоторые виды семейства Brisingidae.

Хотя большинство звезд активные хищники, каких-либо приспособлений для разрывания добычи и для разжевывания пищи у них нет. Специализированные ротовые пластинки скелета приспособлены лишь для проталкивания пищи в рот. Окруженный мягким кожистым пространством — перистомом рот способен широко растягиваться. Коротким пищеводом он соединен с объемистым желудком, заполняющим бо́льшую часть внутреннего пространства диска. Отходящая от верхней части желудка короткая и узкая задняя кишка открывается на спинной стороне вблизи центра диска анальным отверстием. Однако последнее настолько мало, что практически не может служить для удаления непереваренных остатков пищи, и они выбрасываются наружу через рот. В верхней части желудка от него в каждый луч у многих звезд отходят парные ветвистые слепые выросты, так называемые пилорические или печеночные придатки, во внутренние каналы которых обильно выделяются пищеварительные соки. В стенках печеночных придатков происходит всасывание переваренной пищи и накапливаются запасы питательных веществ, которые могут расходоваться в тех случаях, когда звезда длительное время не питается, например в период перед размножением или при вынашивании молоди. Голодание в течение 6—8 недель приводит к полному расходованию таких запасов.

У некоторых звезд задняя кишка, анальное отверстие и радиальные выросты желудка отсутствуют и весь пищеварительный тракт состоит лишь из мешковидного желудка. Такие звезды обычно относятся к илоядным формам.

Многие морские звезды с довольно длинными и гибкими руками, главным образом из семейства Asteriidae, способны выворачивать наружу желудок (его нижнюю часть), обволакивать им свою жертву и переваривать ее, не заглатывая. В желудках таких звезд никогда не находят остатков пищи. Другие звезды, с короткими или недостаточно гибкими руками, не способны длительно удерживать добычу. Они заглатывают целиком иногда довольно крупных животных и после переваривания их мягких частей выбрасывают через рот наружу непереваренные остатки, например раковины моллюсков или скорлупу морских ежей.

Пищевой спектр многих крупных хищных звезд очень широк. Хотя они обычно предпочитают питаться определенными видами животных, но зачастую поедают и многих других или их трупы. Но у некоторых звезд питание строго избирательное. Одни из них поедают только губок, другие (Acanthaster) питаются коралловыми полипами, а пищу Coscinasterias calamaria составляют главным образом брахиоподы, раковины которых эта

звезда открывает так же, как другие звезды открывают двустворчатых моллюсков.

Нервная система морских звезд очень примитивна. Никаких четко выраженных мозговых ганглиев у них нет (рис. 117). Несмотря на примитивность нервной системы морских звезд, проведенными рядом исследователей опытами было показано, что у некоторых звезд могут вырабатываться условные рефлексы. У обычной на литорали Мурмана звезды Asterias rubens многократным сочетанием пищи с определенной поверхностью субстрата, по которому ползает звезда, удавалось выработать избирательную реакцию на этот тип поверхности. Звезды этого же вида, запутанные в сетку, постепенно «научались» высвобождаться из нее значительно быстрее, чем при первых опытах. Выработанные у звезд условные рефлексы могут сохраняться без подкрепления до пяти суток.

Из морфологически обособленных органов чувств у морских звезд развиты только глаза. Последняя непарная амбулакральная ножка каждого луча лишена присоски и представляет собой короткое щупальце, у основания которого находится красный глазок, состоящий из многочисленных отдельных глазных бокальчиков. С помощью глаз звезда не может «видеть» в собственном смысле этого слова, а способна лишь различать интенсивность освещения и направление света.

Кроме непарного концевого щупальца, несколько соседних с ним амбулакральных ножек также могут не иметь присосок и выполняют функцию осязания. Ползущая звезда вытягивает их вперед и ощупывает ими поверхность субстрата. В эпидермисе стенки тела звезд повсюду встречаются чувствительные нервные клетки. Они особенно многочисленны в присосках амбулакральных ножек, у оснований игл и педицеллярий и по сторонам амбулакральных борозд. В таких участках их число может достигать 70 тыс. на площади 1 мм^2. По-видимому, действовать как органы осязания могут не только концевые щупальца, но и присоски остальных ножек. Кроме того, скопления нервных клеток способны воспринимать вкусовые и другие химические раздражения. Звезды некоторых видов реагируют на пищу, находящуюся от них на расстоянии до полуметра. Описан даже случай, когда звезда Asterias vulgaris в течение двух суток двигалась прямо по направлению к пище, находившейся от нее на расстоянии 12 м. Рыбакам, ставящим ловушки на крупных морских раков лангустов, хорошо известно, что звезды часто сползаются к ловушкам и скапливаются в них, поедая предназначенную для лангуста приманку. Однако иногда хеморецепция практически отсутствует. В ряде случаев голодные звезды проползали в нескольких сантиметрах от своей излюбленной пищи, не замечая ее, и поедали пищу лишь тогда, когда случайно на нее наталкивались.

Специальных выделительных органов у звезд нет. Удаление из тела конечных продуктов обмена веществ производится главным образом подвижными амебоидными клетками, многочисленными в жидкости, заполняющей полость тела. Нагруженные продуктами обмена амебоидные клетки движутся к поверхности тела и выбираются наружу в основном через тонкостенные кожные жабры. Кроме того, конечные продукты обмена выделяются специальными секреторными клетками в каналы печеночных придатков, откуда попадают в желудок и удаляются наружу.

Большинство морских звезд раздельнополы. Но нередки и случаи гермафродитизма в различных его проявлениях. Так, у Marthasterias glacialis наряду с особями того или другого пола встречаются и звезды с мозаичными гермафродитными гонадами. А у обычной у Атлантического побережья Европы Asterina gibbosa в популяциях некоторых районов преобладает так называемый протерандрический гермафродитизм, когда молодые звезды функционируют как самцы, а выросшие до определенных размеров — как самки. Но в других районах звезды этого же вида могут быть самцами, самками или гермафродитами независимо от размера. Недавно у небольшой тропической звезды Ophidiaster granifer (отряд Valvatida) было описано происходящее в естественных условиях партеногенетическое размножение. Самцы у этого вида вообще не найдены.

В типичных случаях в каждом луче вблизи его основания находятся парные половые железы, протоки которых открываются наружу между лучами или иногда на оральной стороне тела. Но у видов семейства Brisingidae многочисленные гонады располагаются внутри лучей серпийно и открываются наружу каждая своим отверстием.

По внешнему виду мужские и женские особи обычно неразличимы, за исключением тех случаев, когда самки проявляют заботу о потомстве и вынашивают развивающуюся молодь. Но иногда звезды разного пола могут несколько различаться по размерам или по окраске в период размножения. У упоминавшейся Asterina gibbosa самцы в период размножения скапливаются вокруг самки и прижимают к ее лучам свои таким образом, чтобы выпускаемая сперма попадала прямо на выметываемые в воду яйца. А мелководные тропические Archaster при размножении даже объединяются попарно.

Развитие морских звезд может протекать со стадией свободноплавающей личинки, из которой в результате метаморфоза формируется молодая звезда, или быть прямым. У большинства звезд половые клетки выпускаются прямо в воду, где и происходит оплодотворение яиц и их дальнейшее развитие в двустороннесимметричную личинку бипиннарию. Такая симметрия личинки — след происхождения морских звезд от далеких предков

всех современных иглокожих, также имевших двустороннюю, а не радиальную симметрию. После нескольких недель жизни в толще воды, во время которой такая планктотрофная личинка активно питается микроскопическими водорослями, на переднем конце бипиннарии образуется три выроста и она превращается в личинку следующей стадии — брахиолярию. Брахиолярия вскоре оседает на дно, прикрепляется находящейся между выростами переднего конца присоской и претерпевает метаморфоз, при котором выполняющая роль стебелька передняя часть брахиолярии дегенерирует, а из задней части, содержащей желудок, формируется молодая звездочка.

У других звезд из сравнительно немногочисленных крупных и богатых желтком яиц развивается так называемая лецитотрофная личинка, которая активно не питается, а после недолгого плавания оседает на дно и, пройдя упрощенный метаморфоз, превращается в молодую звездочку. Наконец, у многих звезд с яйцами, богатыми желтком, развитие прямое, без плавающей личинки, и такие звезды часто проявляют заботу о потомстве. Иногда она ограничивается тем, что звезда прикрепляет яйца в укрытых местах к субстрату, а затем уползает. Однако у большинства обитателей холодных вод полярных областей или больших глубин развивающиеся заро-

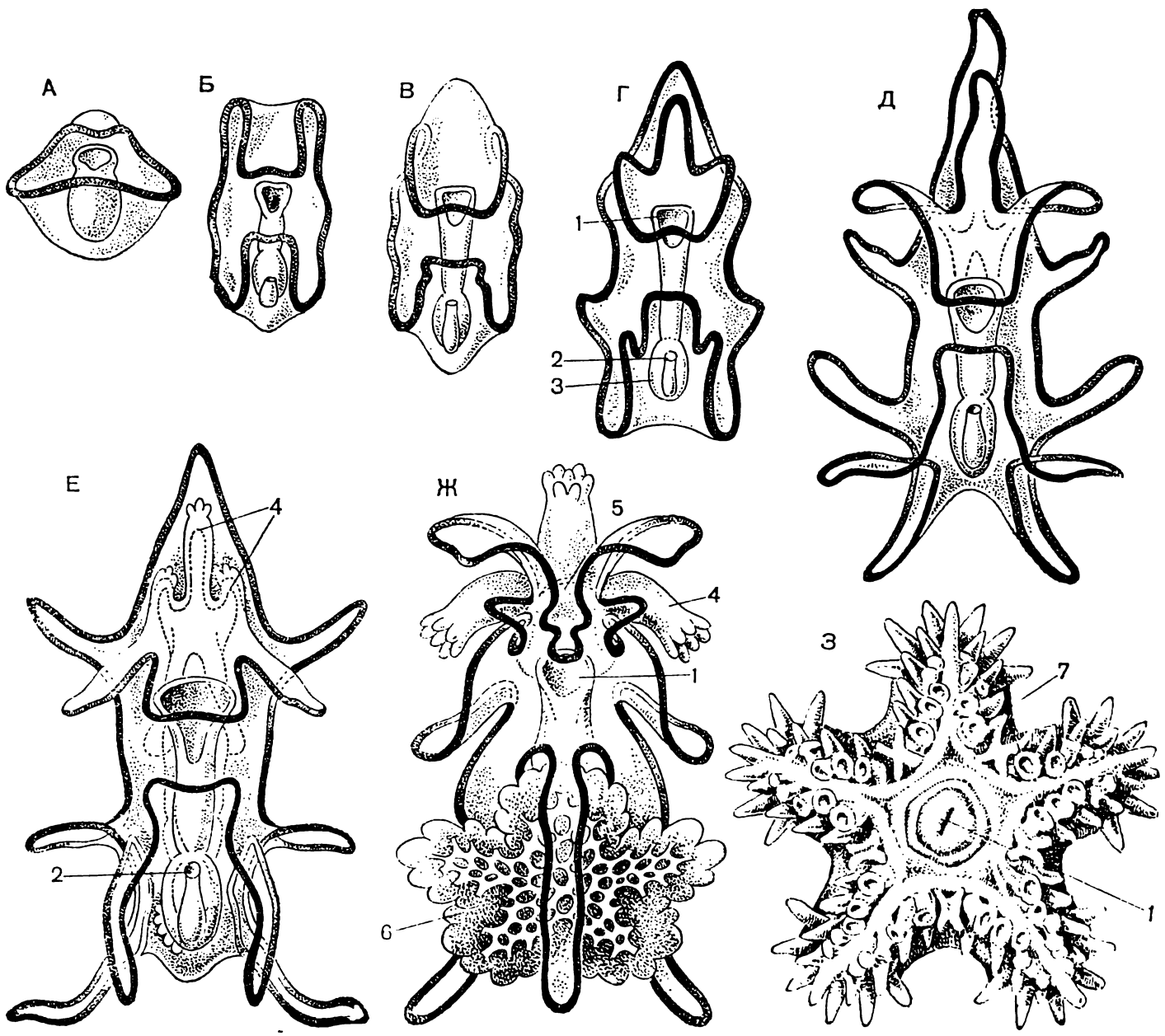


Рис. 140. Развитие морской звезды Asterias:
А — Д — бипиннария; *Е — Ж* — брахиолярия; *З* — только что сформировавшаяся звездочка (вид с брюшной стороны); *1* — рот; *2* — анальное отверстие; *3* — желудок; *4* — руки; *5* — присоска; *6* — формирующаяся звездочка; *7* — амбулакральные ножки.

дыши и даже уже сформировавшиеся молодые звездочки вынашиваются на теле матери до тех пор, пока они не становятся способными вести самостоятельное существование. В частности, вынашивают свою молодь все звезды, населяющие Антарктическую область, независимо от того, к какому отряду они принадлежат.

У звезд из отрядов Spinulosida и Forcipulatida, с более или менее длинными и гибкими лучами, вынашивание молоди чаще всего происходит следующим образом. Материнская особь опирается на дно концами лучей, а их основания и диск изгибает так, что они образуют подобие колокола, внутри которого находится рот. В полости этого колокола и помещаются развивающиеся звездочки, соединенные общим тяжом, к которому каждая из них прикреплена своей ротовой частью. В течение всего времени вынашивания потомства мать не питается. У живущей в холодных водах Арктики небольшой звезды Leptasterias groenlandica молодь развивается внутри желудка матери — в специальных выводковых сумках.

Звезды с короткими широкими лучами и менее гибким телом не способны образовывать выводковую камеру под ротовой частью диска, и развитие молоди может происходить у них на спинной стороне тела или непосредственно на ее поверхности между паксиллами (например, у рода Trophodiscus из отряда Paxillosida), или в специальной выводковой камере (у видов семейства Pterasteridae из отряда Spinulosida). Более подробное описание таких звезд будет дано ниже.

Плодовитость морских звезд, у которых развитие протекает со стадией планктотрофной личинки, может быть исключительно велика. По подсчетам английского исследователя Гемминлла, Asterias rubens только в течение 2 ч выпустила в воду около 2,5 млн. яиц, а в течение сезона размножения выметывание яиц у этого вида может происходить несколько раз. Известный специалист по иглокожим датчанин Т. Мортенсен установил, что еще более плодовита другая звезда — Luidia ciliaris, в яичниках которой может находиться до 200 млн. яиц. Плодовитость звезд с лецитотрофной личинкой, или вынашивающих потомство, несравненно меньше. У звезд, вынашивающих молодь на нижней стороне тела около рта, развивающихся зародышей обычно бывает не более 200, хотя иногда их число может доходить до 1000. А число молодых звездочек, развивающихся на спине или в специальных выводковых камерах, не превышает нескольких десятков.

У некоторых звезд наряду с половым может происходить и бесполое размножение путем деления диска на две части. Линия деления обычно проходит в определенном направлении через интеррадиусы, так что лучи каждой образовавшейся в результате деления части остаются неповрежденными. Обе части звезды начинают существовать

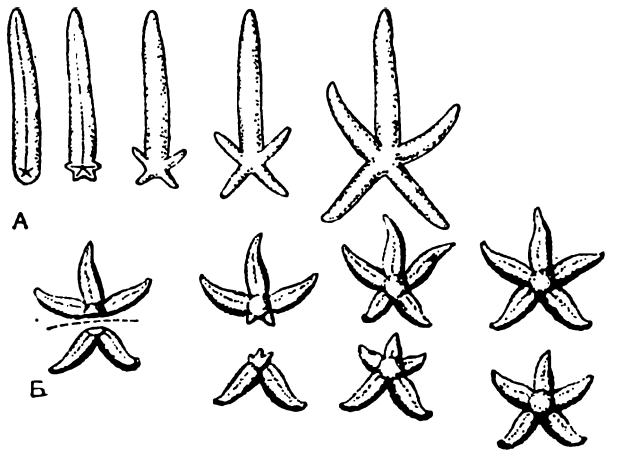


Рис. 141. Бесполое размножение морских звезд:
А — образование звезды из отделившегося луча у Linckia; *Б* — образование двух звезд после поперечного деления у Nepanthia.

самостоятельно, и у них восстанавливаются недостающие лучи и участки диска. Такой тип деления встречается у ряда видов семейства Asteriidae (отряд Forcipulatida), обычно у тех, которые имеют более пяти лучей, а также у некоторых представителей семейства Asterinidae из отряда Valvatida, например у распространенных в тропических водах Австралии звезд из рода Nepanthia. У одних видов размножаться делением могут только молодые звезды, у других способность к делению сохраняется на протяжении всей жизни. Звезд, размножающихся таким способом, редко удается найти с лучами одинаковой длины: отрастающие заново лучи одной из частей тела значительно мельче лучей другой части, доставшейся звезде в наследство от материнской особи. У всех видов рода Linckia (семейство Ophidiasteridae из отряда Valvatida) бесполое размножение происходит другим способом, о котором мы расскажем при описании этих звезд.

Со способностью к размножению путем деления связана и очень развитая у звезд способность к регенерации, т. е. к восстановлению частей тела, утраченных вследствие ранения. Некоторые звезды могут восстанавливать все недостающие части даже после разрезания их на несколько кусков, однако обычно лишь в тех случаях, когда такой кусок состоит хотя бы из одного луча и прилежащего к нему участка диска. А у Linckia вся звезда может вырасти заново даже из части луча. Известны случаи, когда звезды могут при опасности самопроизвольно отбрасывать лучи, а затем отращивать их заново. Если конец луча оказывается в результате ранения расщепленным в продольном направлении, то каждая часть может продолжать расти самостоятельно и образуется своеобразный луч, раздвоенный на конце в виде вилки. Интересно, что у звезды, лишившейся всей руки, регенерация протекает с большей скоростью, чем при потере

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 25—32

Таблица 25. Головоногие моллюски:

1 — адский вампир (Vampyroteuthis infernalis);
2 — планктонный глубоководный кальмар крантия Cranchia scabra;
3 — планктонный глубоководный кальмар батотаума Bathothauma lyromma;
4 — безглазый глубоководный осьминог цирротаума Cirrothauma murrayi;
5 — кальмар чудесная лампа (Lycoteuthis diadema);
6 — глубоководный блинообразный осьминог Opisthoteuthis depressa.

Таблица 26. Головоногие моллюски:

1 — самка осьминога (и днем и ночью бессменно дежурит она у своих яиц, которые висят гроздьями в глубине ниши);
2 — яйца осьминога;
3 — новорожденный осьминог.

Таблица 27. Пелагические моллюски:

1 — морской чертик (Limacina helicina);
2 — морской ангелок (Clione limacina);
3 — кальмары абралиопсисы (Abraliopsis).

Таблица 28. Представители разных классов иглокожих.

Морские лилии:
1 — Metacrinus nobilis.
Голотурии:
3 — кукумария, или морской огурец японский (Cucumaria japonica);
4 — трохостома арктическая (Trochostoma arcticum).
Морские ежи:
5 — Rotula orbiculus;
9 — Stylocidaris affinis.
Морские звезды:
2 — Ceramaster patagonicus;
7 — Asterias forbesi.
Офиуры:
6 — голова горгоны (Corgonocephalus caryi);
8 — офиура Сарса (Ophiura sarsi).

Таблица 29. Бесстебельчатые морские лилии коралловых рифов:

1,2,3 — из Индийского океана;
4 — с Большого Барьерного рифа (Австралия).

Таблица 30. Иглокожие тропического мелководья.

Морские лилии:
1 — Comatella stelligera;
2 — Pterometra pulcherrima.
Голотурии:
4 — голотурия песчаная (Brandtothuria arenicola);
7 — Stichopus chloronotus;
10 — голотурия черная (Ludwigothuria atra).
Морские ежи:
6 — гетероцентротус Heterocentrotus mammillatus;
8 — Colobocentrotus atratus.
Морские звезды:
5 — линкия (Linckia laevigata);
11 — Protoreaster nodosus.
Офиуры:
3 — Ophiothrix coerulea;
9 — Ophiomastix annulosa.

Таблица 31. Иглокожие тропического мелководья.

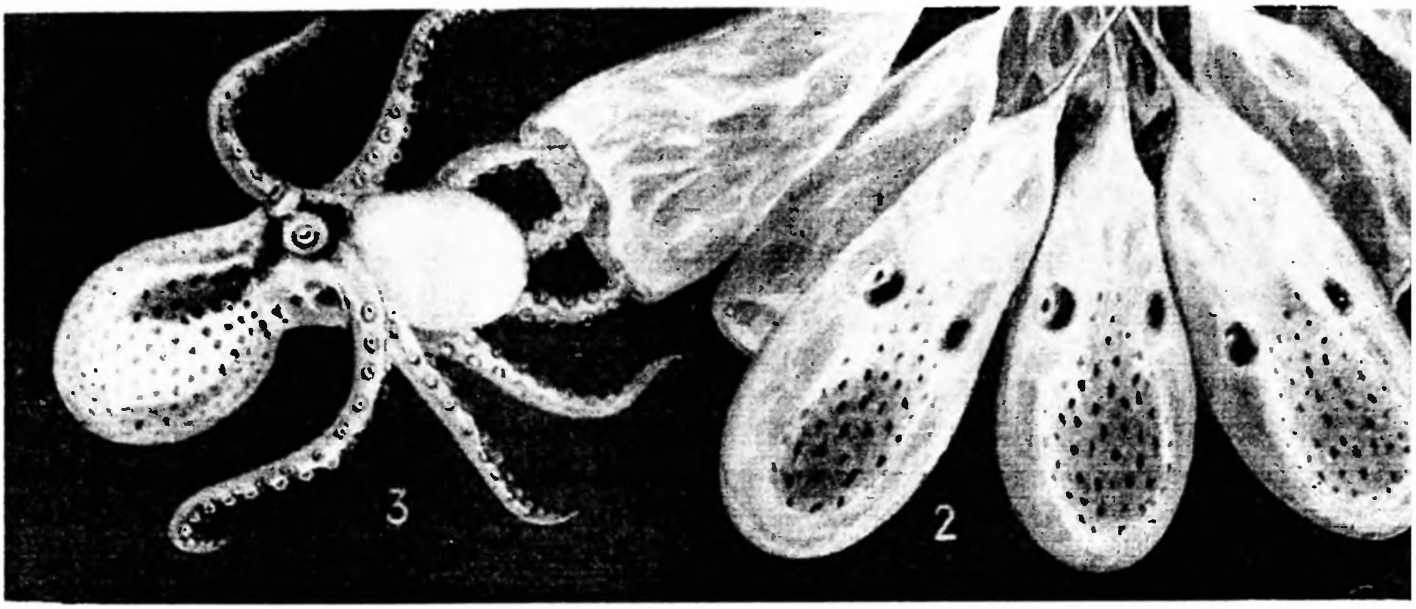
Морские лилии:
1 — Stephanometra spicata;
2 — Lamprometra protectus.
Голотурии:
4 — голотурия шероховатая (Holothuria scabra);
7 — Pentathyone mirabilis;
10 — морской огурец трехцветный (Paracucumaria tricolor);
11 — колохирус желтый (Colochirus luteus).
Морские ежи:
8 — Toxopneustes pileolus;
9 — Phyllacanthus imperialis;
13 — Diadema setosum.
Морские звезды:
5 — терновый венец, или акантастер (Acanthaster planci);
6 — лудия Luidia quinaria;
12 — кульцита новогвинейская (Culcita novaeguineae).
Офиуры:
3 — Ophiotrichoides pulcherrima.

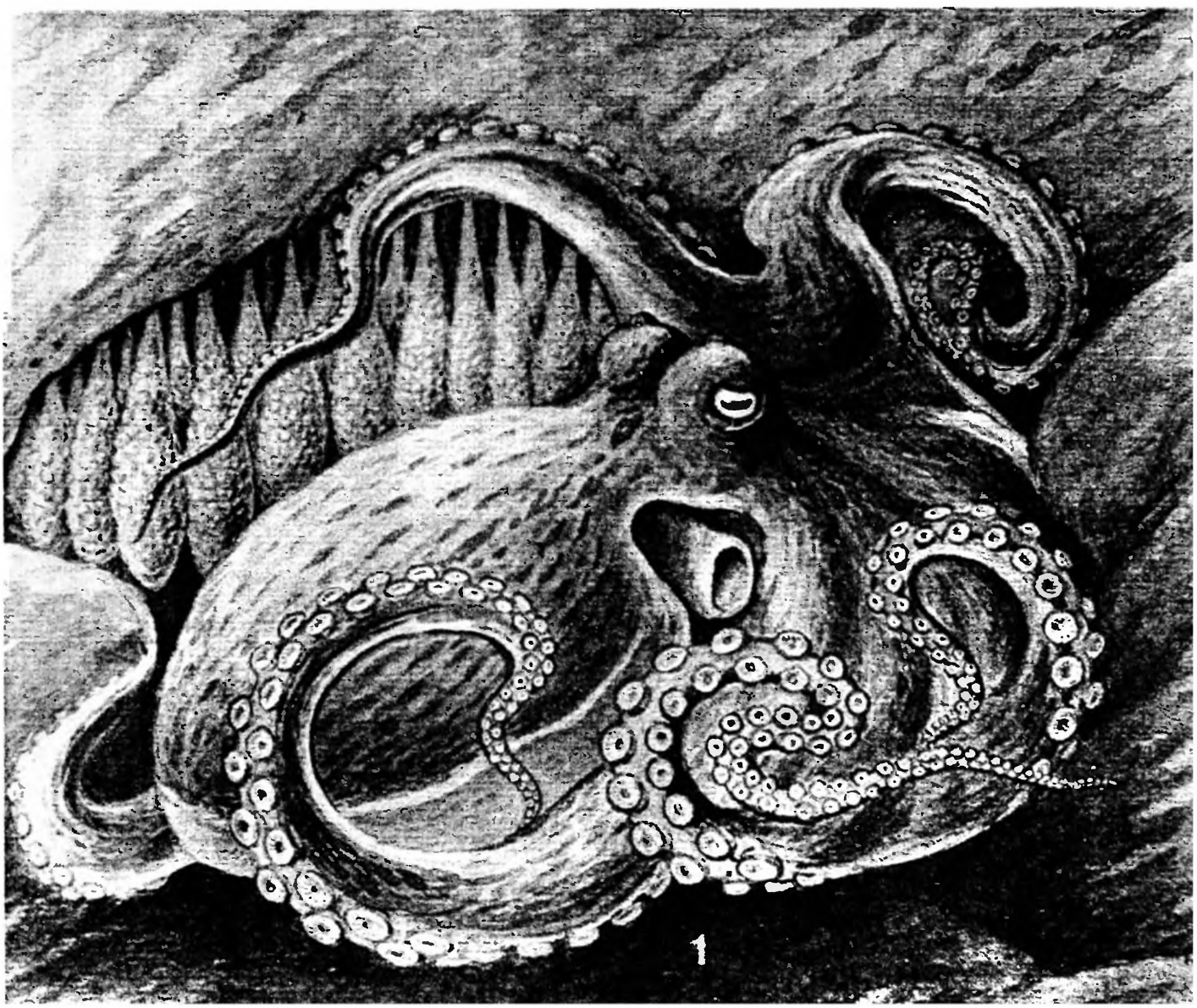
Таблица 32. Иглокожие северных морей СССР.

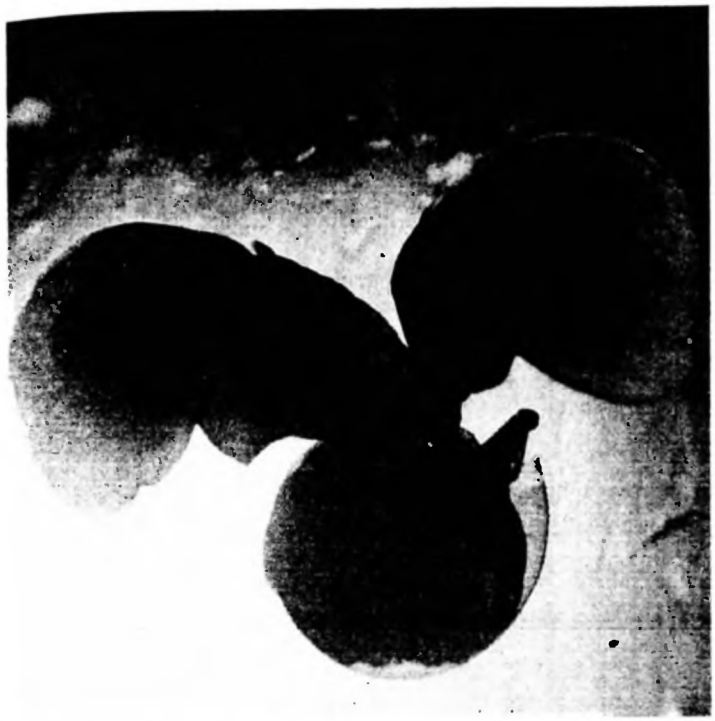
Морские лилии:
1 — гелиометра холодноводная (Heliometra glacialis).
Морские звезды:
2 — астериас красный (Asterias rubens);
3 — Hippasteria phrygiana;
4 — урастериас Urasterias linckii;
7 — Ctenodiscus crispatus;
9 — Henricia sanguinolenta.
Морские ежи:
8 — стронгилоцентротус обыкновенный (Strongylocentrotus droebachiensis).
Офиуры:
5 — Ophiopleura borealis;
6 — змеехвостка голючая (Ophiopholis aculeata).

1
2
3
4
5
6

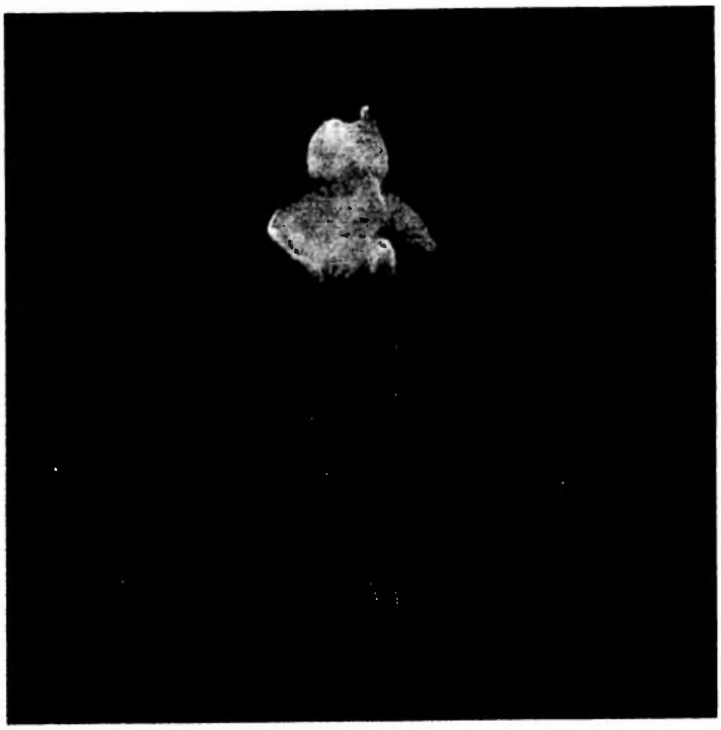
Таблица 26. Головоногие моллюски







1



2

3

Таблица 28. Представители разных классов иглокожих

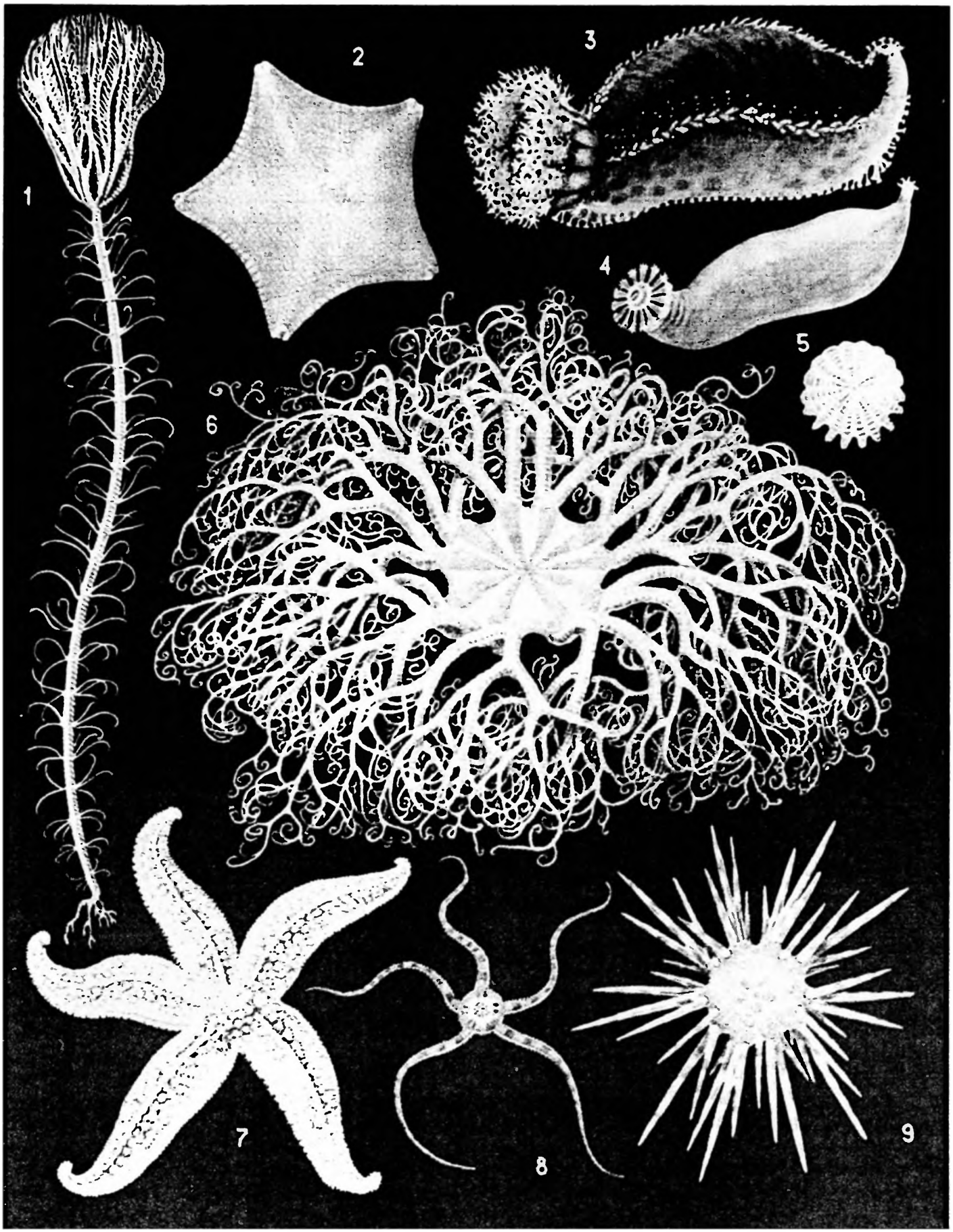


Таблица 29. Бесстебельчатые морские лилии коралловых рифов

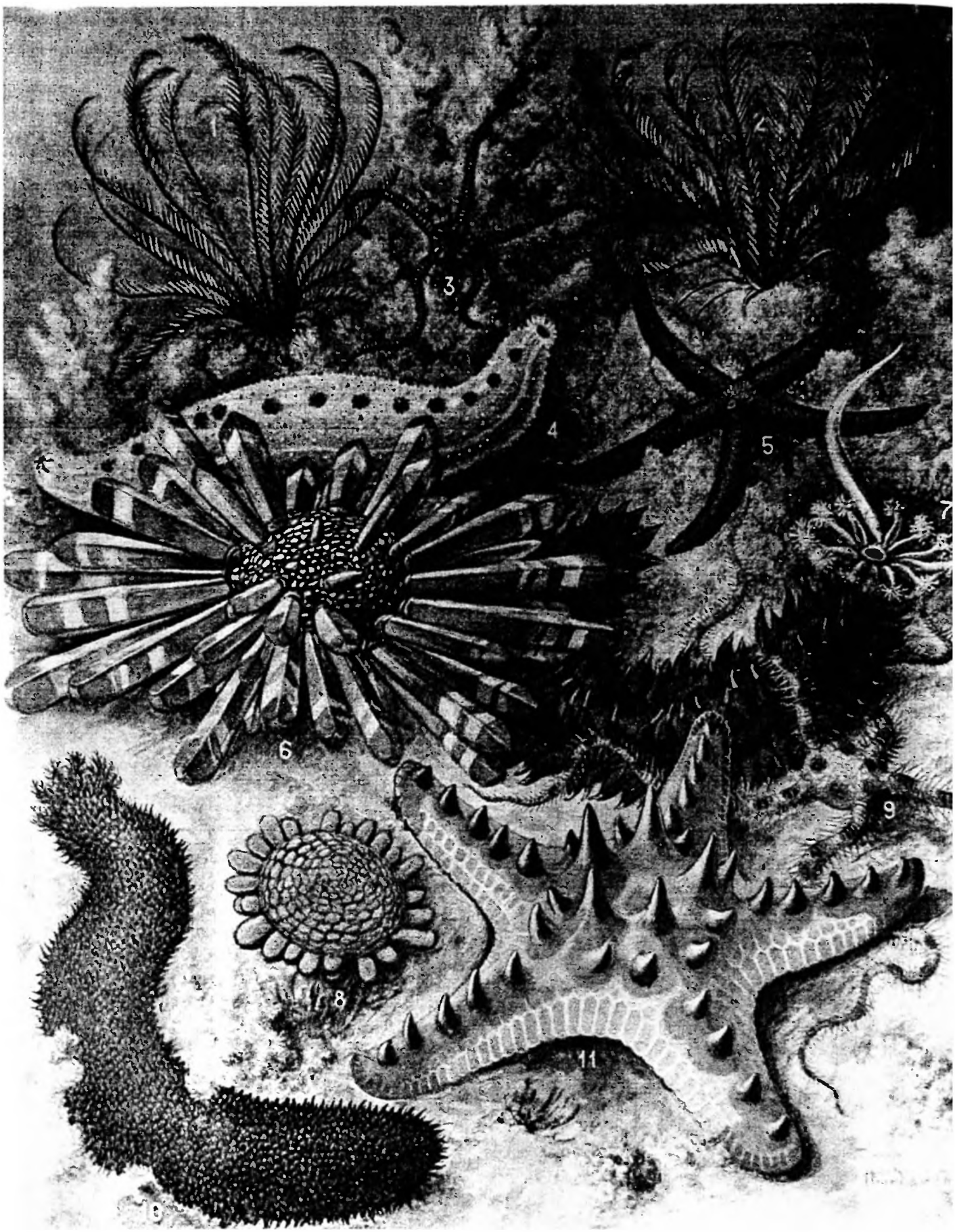
1

2

3

4

Таблица 30. Иглокожие тропического мелководья



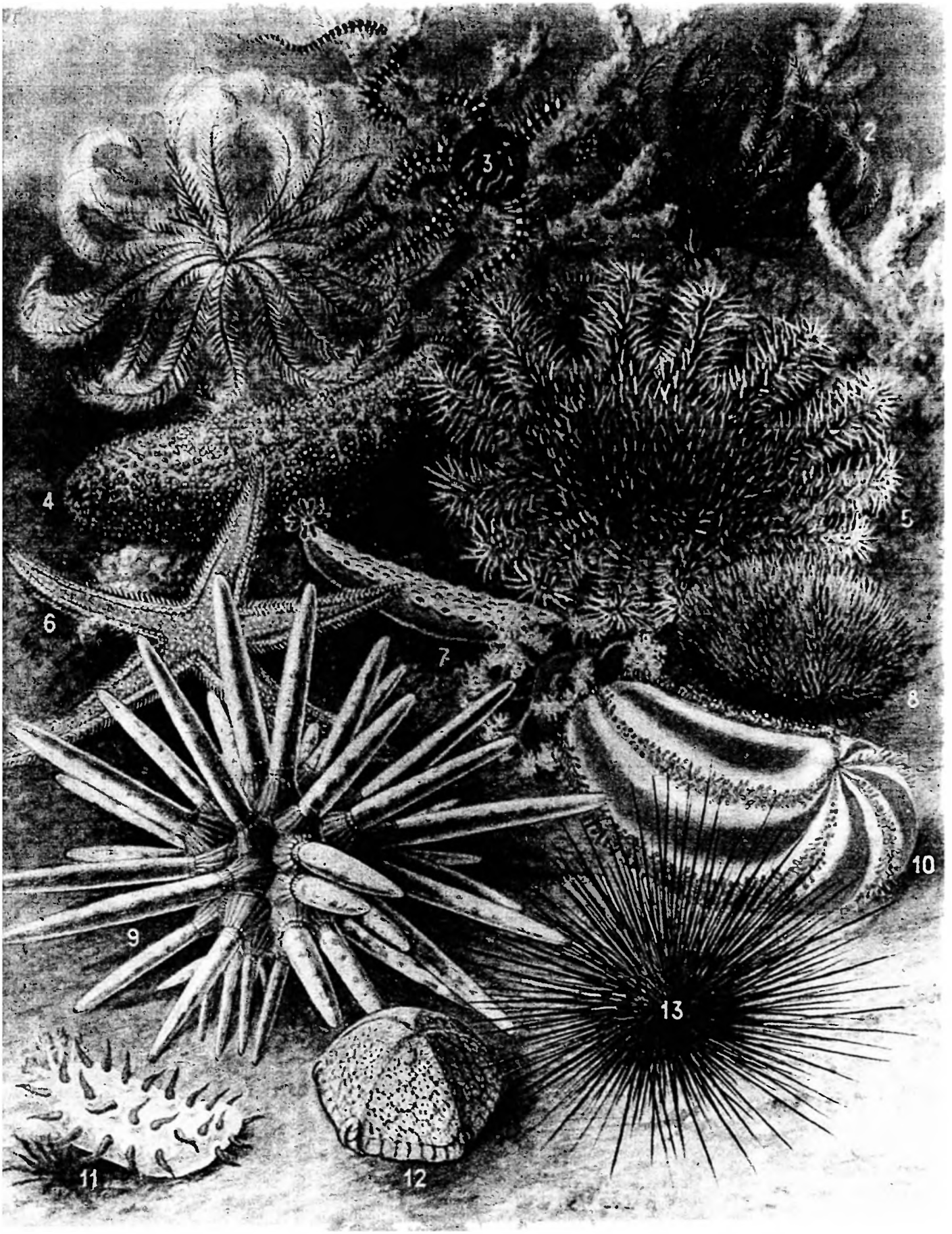
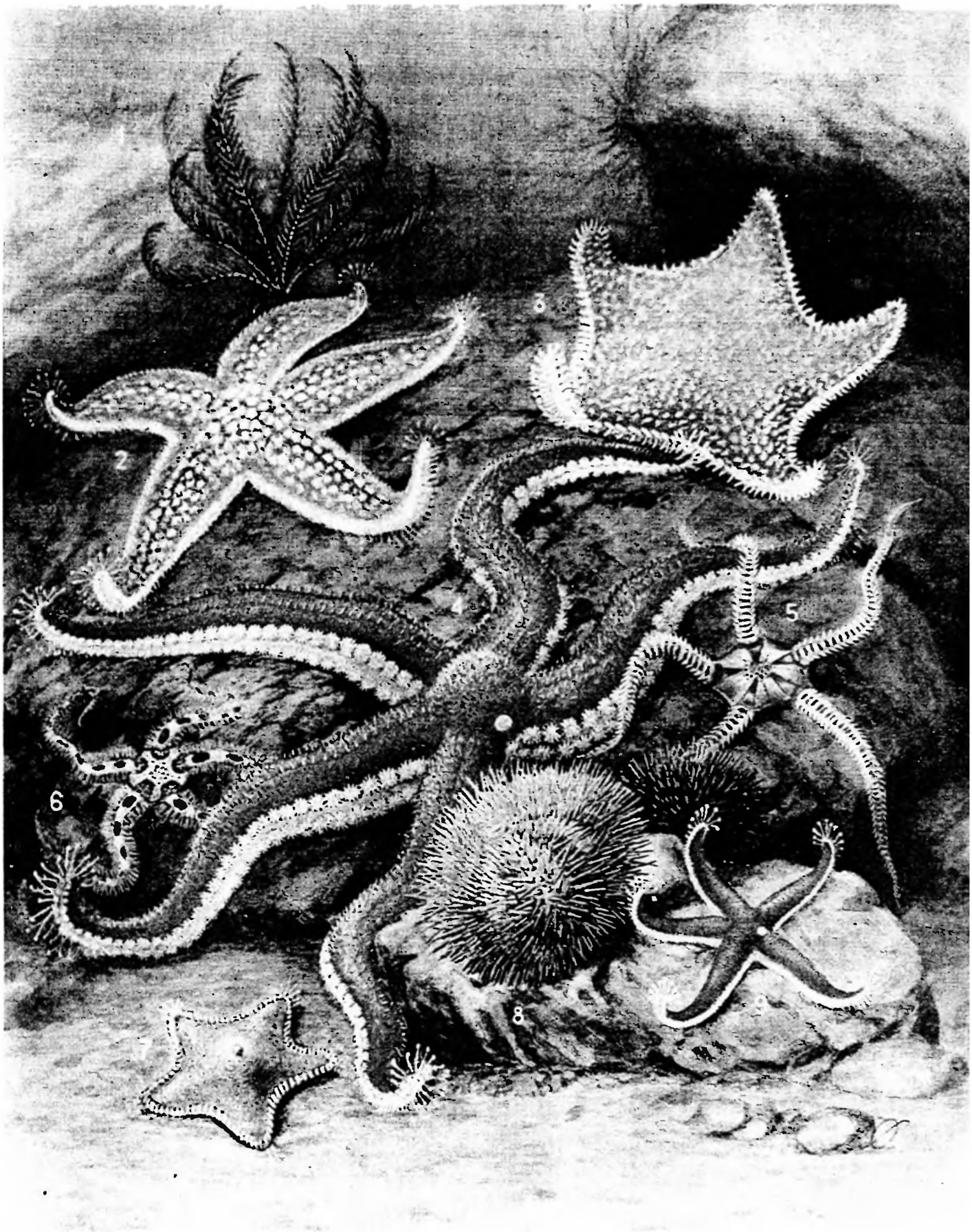

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Таблица 32. Иглокожие северных морей СССР



только кончика луча. У молодых звезд утраченные части обычно восстанавливаются быстрее, чем у старых, а у тепловодных тропических видов быстрее, чем у обитателей холодноводных районов.

На поверхности тела морских звезд и в их внутренних органах нередко встречаются паразиты, главным образом представители кольчатых червей из паразитического подкласса Myzostomida, различные переднежаберные брюхоногие моллюски и ракообразные, преимущественно из паразитического отряда Ascothoracida.

Среди самих морских звезд формы, паразитирующие на других животных, неизвестны.

Класс морских звезд включает два отряда (Hemizonida и Pustulosida), вымерших еще в палеозое и изученных только по ископаемым находкам их скелетных остатков, и несколько отрядов, многочисленные представители которых существуют в настоящее время. До недавнего времени традиционным было деление современных морских звезд на 3 отряда: Phanerozonia, или явнопластинчатые звезды, Spinulosa, или игольчатые звезды, и Forcipulata, или педицеллярневые звезды, у которых на поверхности тела всегда есть многочисленные сидящие на подвижных ножках педицеллярии сложного строения (рис. 138). Однако в последнее время, главным образом в результате детального изучения строения скелета морских звезд, а также некоторых других черт их строения, система в пределах класса Asteroidea претерпевает значительные изменения, и разные исследователи выделяют в нем от 5 до 9 отрядов, включающих современные формы.

По последним данным принято следующее деление современных Asteroidea на отряды. Из бывшего отряда Phanerozonia наиболее примитивное семейство Luidiidae (рис. 142) переведено в ранее считавшийся полностью вымершим еще в палеозое отряд Platyasterida (плоские морские звезды), три семейства — Porcellanasteridae, Astropectinidae, Goniopectinidae — выделены в отряд Paxillosida (паксиллоносные морские звезды), а еще 2 семейства выделены в самостоятельные отряды: Benthopectinidae в отряд Notomyotida (спинномышечные морские звезды) и Sphaerasteridae в отряд Tunnilosida (шаровидные морские звезды). Отдельный обширный отряд Valvatida (звезды со створчатыми педицеллярнями без ножек) объединяет 12 семейств, ранее входивших в состав отрядов Phanerozonia и Spinulosa. Отряд Spinulosida (игольчатые морские звезды) сохранен, но в сокращенном объеме — в нем осталось теперь 5 семейств. Наконец, в отряде Forcipulatida (педицеллярневые морские звезды) оставлены 3 семейства, а 2 семейства выделены из него в самостоятельные отряды: семейство Brisingidae в отряд Brisingida, а семейство Zoroasteridae в отряд Zorocallida (зорокаллиды).

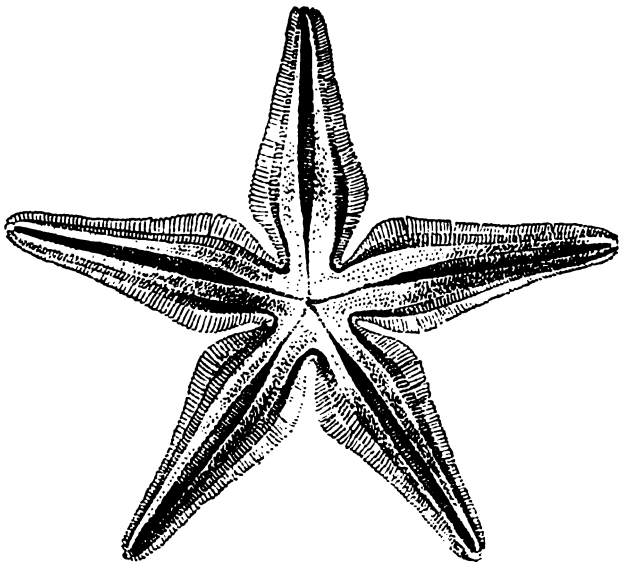


Рис. 142. Одна из наиболее примитивных современных морских звезд — Luidia (Platasterias) latiradiata (отряд Platyasterida).

ОТРЯД ПЛОСКИЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (PLATYASTERIDA)

К этому отряду относятся в основном вымершие палеозойские формы и примитивные современные звезды семейства Luidiidae с амбулакральными ножками, не имеющими присосок.

Обычные на небольших глубинах теплых и тропических морей виды рода *луидий* (Luidia) с длинными и гибкими лучами, окаймленными многочисленными иголочками, часто окрашены в тусклые серовато- или зеленовато-бурые тона и достигают значительных размеров (табл. 31). Эти звезды селятся на песчаном дне и могут ползать не только по его поверхности, но и зарывшись в толщу песка. Питаются они главным образом офиурами и морскими ежами, заглатывая их целиком. В желудке луидий нередко находили по нескольку десятков офиур. Известен случай, когда луидия сумела проглотить такого крупного плоского морского ежа Mellita, что, переварив его мягкие части, не смогла выбросить наружу его панцирь и в результате погибла. Для одного из видов луидий описано любопытное явление, происходящее при метаморфозе личинки бипиннарии. Молодая звездочка развивается лишь из небольшой части личинки, отрывающейся от нее и оседающей на дно. Сама же бипиннария, точнее — ее бо́льшая часть, остается в толще воды и еще некоторое время продолжает жить самостоятельно.

Среди морских звезд только у луидий папулы представлены не простыми выпячиваниями кожи, а имеют вид ветвящихся выростов. Число лучей у разных видов варьирует от 5 до 11.

ОТРЯД ПАКСИЛЛОНОСНЫЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (PAXILLOSIDA)

Отряд включает три семейства — Porcellanasteridae, Astropectinidae и Goniopectinidae. Все паксиллоносные звезды, так же как и звезды предыдущего отряда, не имеют присосок на амбулакральных ножках, в отличие от звезд всех остальных отрядов. Спинная сторона обычно (но не всегда) покрыта паксиллами, откуда и название отряда. Для звезд этого отряда очень характерны хорошо заметные снаружи верхний и нижний ряды краевых пластинок, окаймляющих диск и лучи (рис. 143). Строение педицеллярий (в тех случаях, когда они бывают) простое: они никогда не имеют подвижной ножки и их створки сидят непосредственно на скелетных пластинках. К отряду Paxillosida относятся наиболее примитивные (кроме семейства Luidiidae) из современных звезд. В ископаемом состоянии известны с юрского времени.

Наиболее характерные среди морских звезд обитатели больших океанических глубин относятся к семейству *порцелланастерид* (Porcellanasteridae). Ни один из видов этого семейства не встречен на глубинах менее 900 м, 8 видов найдены глубже 6 км, а 3 из них эндемичны для таких глубин.

Порцелланастериды — пятилучевые, обычно небольшие звезды желтовато-серого цвета, чаще всего с относительно крупным диском и короткими лучами. Живут они на мягком илистом дне, зарываясь в ил при помощи лишенных присосок ножек. Для порцелланастерид очень характерны своеобразные, так называемые гребневидные органы. Каждый такой орган состоит из многочисленных параллельных вертикальных рядов тонких, покрытых ресничным эпителием пластиночек, сидящих на краевых пластинках диска в промежутках между лучами (интеррадиусах). В каждом из пяти интеррадиусов может быть один или несколько гребневидных органов. Кожные жабры у порцелланастерид развиты слабо или их нет совсем и гребневидные органы служат главным образом для дыхания. Возможно также, что они играют вспомогательную роль в питании звезды, направляя создаваемыми ими токами воды сверху вниз комочки оседающего из толщи воды детрита, которые далее транспортируются ножками ко рту. Однако в основном эти звезды питаются илом.

Печеночных выростов, задней кишки и ануса у порцелланастерид нет и вся полость диска заполнена объемистым слепым желудком. Часто он бывает до такой степени набит илом, что спинная сторона звезды вздувается как подушка, а покрывающая ее кожа растягивается до тонкой пленки. Масса проглоченного грунта часто равна массе самой звезды, а иногда может даже вдвое ее превышать. Судя по тому, что в желудке вместе с илом встречаются и довольно крупные камни, звезды заглатывают все, что попадается им на пути, без какого-либо выбора. После переваривания находящихся в грунте органических остатков и мелких животных все содержимое желудка выбрасывается наружу, и звезда начинает заглатывать новую порцию ила, подгребая его ко рту ножками и сидящими по краям амбулакральных борозд иглами, нередко видоизмененными в маленькие лопаточки или совки.

Один из наиболее обычных представителей порцелланастерид — Eremicaster crassus, с тремя гребневидными органами в каждом из пяти межлучевых участков диска, широко распространен в абиссали Тихого и Индийского океанов. Очень своеобразный облик имеют звезды другого рода этого семейства — *стиракастеров* (Styracaster) (табл. 42). Их довольно сильно вытянутые, же-

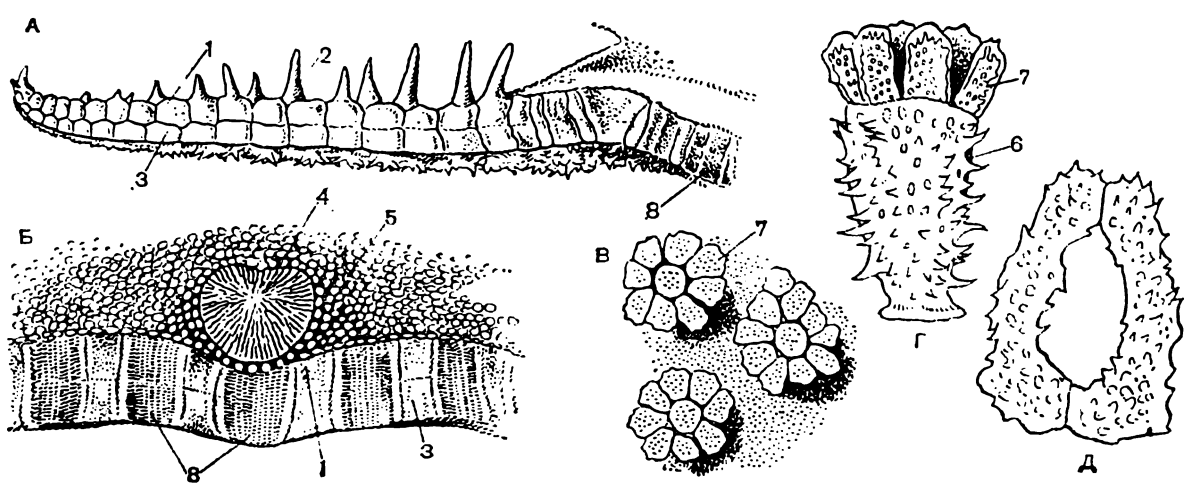


Рис. 143. Элементы скелета у звезд семейства Porcellanasteridae:

А и *Б* — Styracaster (*А* — вид луча сбоку, *Б* — спинная сторона интеррадиальной части диска); *В* и *Г* — паксиллы Vitjazaster (*В* — вид сверху, *Г* — вид сбоку); *Д* — педицеллярия Porcellanaster; *1* — верхние краевые пластинки; *2* — их шипы; *3* — нижние краевые пластинки; *4* — мадрепоровая пластинка; *5* — паксиллы; *6* — столбик паксиллы; *7* — концевые шипики паксиллы; *8* — гребневидные органы.

ские и хрупкие лучи одеты сплошь панцирем известковых пластинок, а по спинной стороне каждого луча тянется ряд длинных острых неподвижных шипов, по которым стиракастера сразу можно отличить от всех других морских звезд.

Размножение порцелланастерид не изучено, но, судя по относительно крупным и немногочисленным яйцам, которые находили у них в яичниках, развитие у этих звезд прямое, без свободноплавающей личинки. По-видимому, они в той или иной форме проявляют заботу о потомстве, подобно большинству других глубоководных животных. Близкородственная и похожая на порцелланастерид звезда Ctenodiscus australis, относящаяся к семейству *гониопектинид* (Goniopectinidae), вынашивает молодь на спинной стороне тела между паксиллами.

Одно из обширных семейств отряда Paxillosida составляют *гребенчатые звезды* (Astropectinidae). Это плоские пятилучевые звезды, у которых крупные краевые пластинки обычно вооружены игловидными шипами, окаймляющими края диска и лучей. В окраске многих звезд этого семейства преобладают оранжево-красные тона. Звезды рода *астропектенов* (Astropecten) (рис. 135) предпочитают селиться на песке, в который они зарываются, быстро отбрасывая его в стороны от лучей ножками. Таким способом астропектен может полностью скрыться в песке в течение одной минуты. Астропектены обычно чувствительны к изменениям освещенности, причем реагируют на такие изменения даже в случае удаления у них глаз на всех пяти лучах. Распространенный в тропических водах Тихого и Индийского океанов A. polyacanthus проводит бóльшую часть времени зарывшись в песок и остается неподвижным и в темноте, и при ярком дневном свете. Звезды выползают на поиски добычи лишь на непродолжительное время дважды в сутки — утром и в конце дня при определенной и довольно слабой освещенности дна. Рот астропектенов способен очень широко растягиваться, и они питаются преимущественно разными моллюсками, заглатывая их целиком и буквально набивая ими желудок. Так, в желудке одного средиземноморского *золотистого астропектена* (A. aurantiacus) было обнаружено 10 гребешков и 6 других двустворчатых моллюсков, 5 лопатоногих и несколько брюхоногих моллюсков.

В амбулакральных бороздах астропектенов часто можно найти поселяющихся тут многощетинковых червей из родов Achloe и Harmothoe (семейство Aphroditidae). Иногда до 5—6 червей находят приют на одной звезде, располагаясь не только в амбулакральной борозде, но и в желобках между краевыми пластинками, и на спинной стороне между паксиллами. Польза такого сожительства для червя очевидна — звезда обеспечивает его пищей. Голова находящегося в амбулакральной борозде червя всегда направлена в сторону рта звезды. Удавалось даже наблюдать, как червь, не довольствуясь остатками пищи, которые он подбирает вокруг рта звезды, засовывает свою голову через ее рот в желудок без какого-либо вреда для себя. Какую пользу получает звезда от такого сожительства, точно не выяснено, но, видимо, черви, очищая околоротовое пространство звезды, выполняют роль мусорщиков. По-видимому, астропектен выделяет в воду какие-то вещества, привлекающие червей. Снятый со звезды и выпущенный неподалеку от нее, червь возвращается к своему хозяину. А специально проведенными опытами установлено, что червя привлекают даже вырезанные из тела звезды кусочки тканей.

К этому же семейству относятся обитающие только в Охотском море небольшие коротколучевые ярко-красные звездочки Trophodiscus (табл. 41), вынашивающие свою молодь, как и упоминавшийся выше Ctenodiscus australis, на спинной стороне между паксиллами. Иногда на одной материнской особи можно видеть до 30 молодых звездочек от 3 до 8 мм в поперечнике. Подрастая, звездочки все более раздвигают окружающие их паксиллы, достигнув определенного размера, выползают наружу, а на их месте остаются покрытые голой кожей углубления. Такие углубления часто видны на спинной стороне матери рядом с еще вынашиваемой молодью.

ОТРЯД СПИННОМЫШЕЧНЫЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (NOTOMYOTIDA)

Этот отряд включает только одно семейство глубоководных звезд — *бентопектиниды* (Benthopectinidae). Бентопектиниды обладают пятью очень длинными, узкими и гибкими лучами, окаймленными длинными острыми иглами, сидящими на маленьких краевых пластинках. Педицеллярии в основном гребенчатого типа (рис. 139). Отличительный признак звезд этого отряда — парные продольные мускульные тяжи по обеим сторонам спинной стороны каждой руки.

ОТРЯД ШАРОВИДНЫЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (TUMULOSIDA)

Отряд содержит одно семейство Sphaerasteridae, включающее единственный современный род *подосферастеров* (Podosphaeraster) (рис. 136). К настоящему времени известны 4 вида этого рода, распространенные в северо-восточной части Атлантического океана и в тропической зоне западной части Тихого океана на глубинах от нескольких десятков до 600 м. Возможно, к этому же семейству относятся ископаемые морские звезды рода Sphaeraster.

ОТРЯД ВАЛЬВАТИДЫ (VALVATIDA)

Название отряда происходит от характерных для его представителей простых двустворчатых педицеллярий. Отряд включает очень многочисленных и разнообразных звезд, относящихся к 12 семействам. Особенно разнообразны Valvatida на тропических мелководьях Тихого и Индийского океанов — около 60% встречающихся здесь видов относится к этому отряду.

На мелководьях Малайского архипелага и у побережий некоторых островов Индийского океана живут внешне похожие на астропектена звезды из рода *архастеров* (Archaster), относящиеся к семейству *архастерид* (Archasteridae). Архастеры интересны тем, что среди всех звезд только у них при размножении происходит спаривание. На песчаных пляжах бесчисленных островков Яванского моря у самого берега многочисленны небольшие пятилучевые звезды A. typicus. Обычно они лежат полузарывшись в коралловый песок и едва заметны из-за своей почти сливающейся с песком окраски. В период размножения самцы и самки этого вида объединяются попарно таким образом, что лучи находящегося сверху самца чередуются с лучами несколько более крупной самки. Обе особи одновременно выпускают в воду половые продукты, и благодаря этому яйца оплодотворяются тотчас же после выметa.

Среди коралловых рифов тропических морей часто можно видеть довольно крупных звезд из семейства *ореастерид* (Oreasteridae). Одетых жестким скелетом, неповоротливых оранжево-красных Protoreaster nodosus (табл. 30) легко узнать по большим неподвижным коническим темно-коричневым шипам, увенчивающим их высокий диск. К этому же семейству принадлежит и описанная выше, похожая на небольшую подушку *новогвинейская кульцита* (Culcita novaeguineae) (табл. 31, 40). Кульцита замечательна не только своей необычной для звезд формой, но также тем, что в ее полости тела иногда находят небольшую так называемую жемчужную рыбку карапус (Carapus), известную также под более старым названием Fierasfer. Карапус обычно держится вблизи некоторых голотурий и в случае опасности использует в качестве временного убежища их водные легкие. По-видимому, в кульцицу карапус проникает, когда при опасности поблизости не оказывается его обычного хозяина. Но в полость тела звезды карапус, вероятно, может проникнуть, только пробравшись через ее рот в желудок и затем пробуравив его стенку. Удастся ли рыбке снова выбраться на свободу из такого необычного убежища, пока не известно.

Весьма обычна на тропических мелководьях Тихого и Индийского океанов ярко-синяя звезда с пятью длинными, почти цилиндрическими лучами — *линкия* (Linckia laevigata) (табл. 30, 40), относящаяся к семейству *офидиастерид* (Ophidiasteridae). Для этой звезды и для других видов рода Linckia очень характерен особый тип бесполого размножения, не встречающийся у других звезд. Линкии обладают способностью периодически аутотомировать, т. е. самопроизвольно обламывать свои лучи. Процесс этот начинается с отделения друг от друга скелетных пластинок, чаще всего на определенном расстоянии от диска. Затем отделяющаяся часть руки начинает отползать от материнской особи, еще будучи соединенной с ней мягкими тканями и кожей. В течение трех-четырех часов ткани эти все более растягиваются (иногда до 5 см) и наконец разрываются, после чего оторвавшаяся рука начинает самостоятельную жизнь. Через некоторое время на месте обломаy такой руки начинает развиваться новая звезда, в результате чего сначала образуется так называемая кометная форма звезды с группой крохотных лучей на конце единственной крупной руки (рис. 141). В дальнейшем новые лучи вырастают, и звезда приобретает нормальный облик. У материнской звезды на месте оторвавшейся руки вырастает новая. В местах, где линкии многочисленны, нередко встречаются как звезды-кометы, так и звезды, регенерирующие одну или несколько рук. Если у аутотомированной руки линкии дополнительно отрезать и ее кончик, то иногда регенерация может начаться с обоих концов и таким образом могут образоваться две молодые звездочки, соединенные толстым участком материнской руки.

На литорали Японского моря очень обычна исключительно эффектно окрашенная небольшая звезда *гребешковая патирия* (Patiria pectinifera) из семейства *астеринид* (Asterinidae), имеющая вид правильного пятиугольника (табл. 37, 39). На верхней стороне этой звезды ярко-оранжевые пятна разбросаны на фоне сочного чисто-синего цвета, а оральная сторона имеет однородную палевую окраску. К этому же семейству принадлежит распространенная у Атлантического побережья Западной Европы и в Средиземном море *анзеропода* (Anseropoda placenta). Анзеропода — зарывающаяся в песок звездочка, диаметром около 10 см, отличается чрезвычайно уплощенным телом, бледно-розовая или голубоватая поверхность которого сплошь покрыта пучками очень мелких иголочек. По фактуре поверхности и ничтожной толщине тела анзеропода напоминает вафлю. Тело ее настолько тонко, что верхняя и нижняя стороны кажутся вплотную прижатыми друг к другу, без места для каких-либо внутренних полостей. Тем не менее анзеропода ухитряется заглатывать целиком небольших крабов и раков-отшельников, а также мелких моллюсков и иглокожих.

На коралловых рифах Тихого и Индийского океанов нередко встречается крупная звезда *терновый венец*, или *акантастер* (Acanthaster planci)

(табл. 31, 40), диаметром 40—50 см, относящаяся к семейству *акантастерид* (Acanthasteridae). Обычно принято считать, что все морские звезды совершенно безвредны для человека, однако неосторожное обращение с акантастером может причинить серьзные неприятности. От широкого уплощенного диска акантастера отходят многочисленные короткие лучи. Однако молодые звездочки имеют типичное для большинства звезд пятилучевое строение, и число лучей увеличивается лишь по мере роста звезды. Акантастер — одна из немногих звезд, имеющих не только большое число лучей, но и многочисленные мадрепоровые пластинки, число которых также увеличивается с возрастом. У наиболее крупных звезд этого вида число лучей может достигать 18—21, а мадрепоровых пластинок — 16. Вся спинная поверхность диска и лучей вооружена сотнями сидящих на подвижных ножках крупных и очень острых игл длиной 2—3 см, концы которых по форме напоминают наконечник копья. За форму, обилие и остроту шипов эта звезда получила название «терновый венец».

Окраска тернового венца может меняться от голубовато- или зеленовато-серых тонов до фиолетово-пурпурного и малинового цвета. Питается акантастер коралловыми полипами. Звезды ползают среди рифов, оставляя позади себя белую полосу известковых скелетов кораллов с начисто съеденными мягкими тканями. Изменчивая окраска тернового венца хорошо маскирует его среди ярких и разнообразных красок кораллового рифа, и звезду нелегко заметить с первого взгляда.

Терновый венец пользуется дурной славой у жителей многих тропических островов. Его невозможно взять в руки, не получив причиняющих жгучую боль уколов острых игл. Сборщикам жемчуга на атолле Тонгарева в центральной части Тихого океана нередко приходится иметь дело с этими звездами. М и н е р пишет, что, если ныряльщик случайно наступит на одно из этих ужасных созданий, иглы пронзают ступню и обламываются, заражая кровь ядовитыми выделениями. Местные жители считают, что получивший такое ранение должен тотчас же палкой перевернуть звезду ротовой стороной кверху и прижать ногу к ее рту. Они утверждают, что звезда с силой присасывается к ноге и высасывает обломки игл и яд, после чего раны быстро заживают.

В 60-х гг. нашего века на многих коралловых рифах островов западной части Тихого океана были обнаружены катастрофические увеличения численности акантастеров, приведшие в ряде мест к локальному уничтожению коралловых рифов. Возникли опасения за судьбу некоторых островов, поскольку служившие им защитой от океанских волн живые коралловые рифы после гибели кораллов начали разрушаться. Пришлось разрабатывать спешные меры борьбы с акантастером. Наиболее эффективным оказалось уничтожение звезд путем введения шприцем в тело звезды формалина ныряльщиками-аквалангистами. Этим способом, например, на рифе острова Гуам командой аквалангистов было уничтожено за 4 ч более 2,5 тыс. акантастеров. Для объяснения причин необычайного повышения численности звезд предлагались разные гипотезы. Но, по-видимому, эти вспышки размножения акантастеров аналогичны подобным же вспышкам, периодически возникающим у некоторых других животных (например, саранча, бабочки-шелкопряды, лемминги и др.) и затем затухающим (причины их еще не вполне выяснены). Подобным же образом к настоящему времени и численность акантастеров повсеместно снизилась до обычной нормы, а на уничтоженных ими участках коралловых рифов началось восстановление и рост кораллов.

К этому же отряду относятся довольно обычные на шельфе Баренцева и наших дальневосточных морей представители обширного семейства *гониастерид* (Goniasteridae) — ярко-красные плоские, как печенье Ceramaster, имеющие вид правильного пятиугольника, и оранжево-красные Hippasteria с двустворчатыми педицеллариями, многочисленными и на спинной, и на брюшной сторонах.

ОТРЯД ИГОЛЬЧАТЫЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (SPINULOSIDA)

У большинства видов звезд, входящих в отряд Spinulosida, краевые пластинки развиты слабо и не образуют резкой границы между верхней и нижней сторонами тела. Педицеллярий у звезд этого отряда обычно не бывает. В состав отряда входит 5 семейств.

Широко распространены в умеренных и холодных водах обоих полушарий многочисленные виды рода *хенриций* (Henricia), входящих в семейство *эхинастерид* (Echinasteridae). Это обычно небольшие пятилучевые звезды с узкими, почти цилиндрическими лучами и маленьким диском. Скелетные пластинки образуют на спинной стороне хенриций узкопетлистое сплетение и покрыты мелкими иголочками, сплошной покров которых создает впечатление бархатистой поверхности. Хенриции обычно однородно окрашены в один из оттенков красной гаммы цветов — от светлых желто-оранжевых до темных вишнево-красных и малиновых тонов.

В Арктике и северной части Атлантического океана обычна *кровяная звезда* (Henricia sanguinolenta), получившая название за сочную красную окраску. Питается эта звезда исключительно различными видами морских губок. При этом она может распознавать посредством хеморецепции предпочитаемые ею виды губок, даже находясь на значительном расстоянии от них.

Все виды хенриций живородящи. Клубок соединенных общим тяжом развивающихся зародышей звезда вынашивает на нижней стороне тела подо ртом. У двух видов хенриций обнаружены приспособившиеся к существованию на этих звездах комменсалы из группы морских пауков, или многоколенчатых (Pantopoda). А обитающий в Малайском архипелаге представитель того же семейства Echinaster luzonicus интересен тем, что только на поверхности его тела встречается своеобразный ползающий гребневик Coeloplana astericola, ярко выделяющийся на коричневом фоне звезды своей окраской из чередующихся белых и красных пятен.

Очень эффектны многолучевые звезды из семейства *соластерид* (Solasteridae): фиолетово-розовые *соластеры* (Solaster endeca) (табл. 38) и малиново-красные *кроссастеры* (Crossaster papposus) (табл. 37, 38, 39). Они широко распространены в сублиторали северных районов Атлантического и Тихого океанов. Обе звезды могут достигать крупных размеров — до 40—50 см в диаметре. Это активные и очень прожорливые хищники, питающиеся преимущественно другими иглокожими, особенно звездами, но поедающие также различных моллюсков и других беспозвоночных. Solaster endeca может нападать на морских ежей и выедать их внутренности, а Crossaster papposus поедает офиур, голотурий и других звезд, иногда даже превосходящих размерами его самого. Жертвами кроссастера постоянно становятся такие звезды, как Asterias rubens, сами являющиеся активными хищниками. Х а н к о к установил, что снижение численности Asterias rubens на одном из участков побережья Великобритании может в значительной мере обусловливаться уничтожением этих звезд кроссастером. Самим кроссастерам не грозит опасность быть съеденными другими животными, так как их ткани обладают ядовитыми свойствами. П а р к е р описал случай, когда два домашних кота, полакомившиеся выловленными Crossaster papposus, погибли в результате сильного отравления. Crossaster papposus — рекордсмен среди звезд по скорости движения. Молодые звезды этого вида могут проползать до 2 м в 1 мин, у большинства же других звезд скорость движения обычно не превышает 5—15 см в 1 мин. Кроссастер откладывает крупные, богатые желтком яйца, и их развитие проходит без стадии свободноплавающей личинки. Молодые звезды довольно быстро растут, увеличиваясь в диаметре в среднем на 1 мм в неделю.

У кроссастера, хенриций и некоторых других представителей отрядов Spinulosida и Forcipulatida в полости тела встречаются паразитические ракообразные Dendrogaster astericola из близкого к усоногим ракам отряда Ascothoracida.

Представители семейства *птерастерид* (Pterasteridae) — в основном обитатели холодных и умеренных вод обоих полушарий и больших глубин океана. Звезды этого семейства обычно имеют форму вздутого (Pteraster) или сильно уплощенного (Hymenaster) пятиугольника с крупным диском и широкими короткими лучами, лишь немного выступающими за края диска. Hymenaster окрашены в нежные розоватые, голубоватые тона или имеют почти бесцветное полупрозрачное тело. А цвет арктической сублиторальной звезды Pteraster obscurus с 6—12 лучами (табл. 41) темно-бурый, нередко почти черный. Звезды этого семейства живородящи. Развитие зародыша происходит у них в весьма своеобразной выводковой камере, ничего похожего на которую нет у других звезд. В качестве такой камеры используется пространство между собственно спинной стороной тела и расположенной над ней кожистой оболочкой — с у п р а д о р с а л ь н о й м е м б р а н о й, поддерживаемой вершинами сидящих на спинной поверхности паксилл. В центре мембраны находится окруженное подвижными иглами широкое отверстие — о с к у л у м, а сама мембрана пронизана многочисленными более мелкими отверстиями — с п и р а к у л а м и. Кроме того, находящаяся под мембраной полость сообщается с внешней средой отверстиями по бокам лучей. Ритмичными движениями несколько раз в минуту пространство между спинной поверхностью и мембраной сжимается и расширяется, и в нем происходит постоянная смена воды, входящей через боковые отверстия и спиракулы и выходящей главным образом через оскулум. Циркулирующая в полости вода постоянно омывает и снабжает кислородом находящиеся на ее дне кожные жабры и развивающихся зародышей. Таким образом, эта полость служит для вынашивания молоди и функционирует как орган дыхания звезды. Поскольку супрадорсальная мембрана есть не только у самок, но и у самцов, можно предполагать, что первоначально она сформировалась как приспособление для дыхания, а в дальнейшем стала использоваться и как выводковая камера. Одновременно в выводковой камере развивается до 20 зародышей. Питание глубоководных видов птерастерид не изучено. Сублиторальный вид Pteraster tesselatus питается главным образом губками и актиниями.

К паразитированию в морских звездах из рода Pteraster приспособилась описанная В. П. Б е к л е м и ш е в ы м турбеллярия Pterastericola fedotovi. Она была найдена в кишечнике трех видов звезд этого рода, обитающих у побережий Мурмана, и не обнаружена у других видов.

ОТРЯД ЗОРОКАЛЛИДЫ (ZOROCALLIDA)

Небольшой отряд, включающий одно семейство *зороастерид* (Zoroasteridae) с немногими родами и видами. Относящиеся к нему звезды, обычно

обитающие на глубинах континентального склона, имеют 5 узких длинных лучей, скелетные пластинки на которых расположены упорядоченно, образуя продольные ряды. Звезды этого и двух последующих отрядов (прежде объединявшихся в один отряд Forcipulata) отличаются от остальных звезд характерными педицеллариями, состоящими из трех подвижно сочлененных скелетных элементов — основания и двух створок. Обычно педицеллярии сидят на мускулистых гибких ножках. Такие педицеллярии бывают прямыми, со створками, соединенными у нижних концов наподобие пинцета, и скрещенными, створки которых напоминают ножницы. У звезд отряда Zorocallida встречаются только прямые педицеллярии.

ОТРЯД БРИЗИНГИДЫ (BRISINGIDA)

Включает два семейства — собственно *бризингид* (Brisingidae) и *фрейеллид* (Freyellidae). Типично глубоководные звезды, населяющие глубины континентального склона и абиссали Мирового океана. Звезды рода Freyella проникают и в глубоководные желоба до глубин около 8 км. Бризингиды — изящные звезды с маленьким круглым диском и четко отграниченными от него многочисленными длинными тонкими и гибкими лучами (табл. 43). Число лучей — от 6 до 20, их длина может достигать 45 см. Лучи окаймлены по бокам иглами, часто снабженными на конце пучком скрещенных педицеллярий (прямых педицеллярий у бризингид не бывает). Скелет спинной стороны у бризингид развит слабо и скелетные пластинки разделены широкими промежутками мягкой кожи. Лучи обычно настолько хрупки, что почти всегда ломаются у звезд, попадающихся в трал или драгу при глубоководных ловах. Поэтому поднять на палубу корабля целых звезд почти никогда не удается. Для многих бризингид характерны сериальные половые железы, расположенные двумя рядами внутри каждого луча вдоль его боковых стенок. По-видимому, у всех бризингид развитие происходит без свободной личиночной стадии. Обитающая в антарктических водах Odinella nutrix вынашивает молодь в своеобразных выводковых камерах между сильно вздутыми основаниями лучей. Иглы соседних лучей в этих местах переплетаются друг с другом, образуя «корзиночки», защищающие развивающихся зародышей. В каждой «корзиночке» по 5—9 зародышей.

До недавнего времени бризингид считали хищными звездами. Только с появлением подводных исследовательских судов удалось непосредственно наблюдать этих глубоководных звезд в их естественных местообитаниях. Оказалось, что представители семейства Brisingidae всегда лежат на дне с поднятыми вверх руками в позе, характерной для улавливания из толщи воды оседающих на дно пищевых частиц (детрита), а иногда, видимо, и мелких планктонных животных.

ОТРЯД ПЕДИЦЕЛЛЯРИЕВЫЕ МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (FORCIPULATIDA)

Обычно педицеллариевые звезды имеют небольшой диск и довольно длинные гибкие лучи. Скелет спинной стороны сетчатый. Из-за отсутствия морфологически обособленных краевых пластинок верхняя сторона тела, постепенно закругляясь, переходит в нижнюю и четкой границы между обеими сторонами нет. Педицеллярии прямые и скрещенные. Снабженные присосками амбулакральные ножки у многих Forcipulatida расположены в амбулакральных бороздах в 4 ряда. В состав отряда входит 3 семейства, но большинство представителей относится к очень обширному семейству *астериид* (Asteriidae) (табл. 28, 32, 37, 38).

Типичные представители этого семейства — виды рода *астериасов* (Asterias) — обычны на морских и океанических мелководьях умеренной зоны северного полушария. На побережьях Баренцева и Белого морей и северо-восточной части Атлантического океана среди камней и зарослей водорослей, обнажающихся во время отлива, почти повсеместно можно увидеть многочисленную в этих районах пятилучевую звезду *красный астериас* (Asterias rubens) (табл. 32, 38), длина рук которой может достигать 30 см. Окраска этой звезды очень изменчива. Наряду со светлыми особями желто-оранжевого цвета встречаются звезды, окрашенные в красноватые и коричнево-бурые тона, и еще более темные звезды буро-черного цвета. На литорали наших дальневосточных морей обычны звезды близкого к предыдущему вида — A. amurensis, большей частью окрашенные в фиолетовый цвет. У Атлантического побережья Северной Америки на севере распространена A. vulgaris, а южнее, у берегов США, ее сменяет A. forbesi (табл. 28). Все эти виды очень сходны по внешнему облику и образу жизни. Биология A. forbesi изучена наиболее детально и всесторонне, и поэтому на описании этой звезды мы остановимся подробнее.

Asterias forbesi — небольшая пятилучевая звезда, расстояние между концами противолежащих лучей обычно не превышает у нее 20 см, но чаще всего встречаются звезды диаметром около 10 см. Окраска A. forbesi варьирует от оранжево-красных до зеленовато-черных тонов. Питается A. forbesi главным образом устрицами и мидиями, но поедает также других моллюсков, мелких ракообразных, червей и мертвых рыб, а при случае нападает и на живых, особенно на больных или запутавшихся в сети. При недостатке пищи у

A. forbesi отмечены и случаи каннибализма — более крупные звезды поедают более мелких особей своего вида. A. forbesi причиняет огромный вред устричным хозяйствам. Поэтому американские ученые П. Гальцов и В. Лузанов специально посвятили ряд лет изучению биологии этой звезды и разработке мероприятий по борьбе с ней. По данным этих авторов, прожорливость A. forbesi настолько велика, что одна звезда средних размеров может ежедневно уничтожить нескольких годовалых устриц. При этом A. forbesi очень плодовиты и при благоприятных условиях размножаются в громадных количествах, буквально опустошая и разоряя устричники. В 20-х гг. нашего столетия морские звезды ежегодно уничтожали у Атлантического побережья США в среднем около 500 тыс. бушелей устриц (бушель — мера объема, около 35 л), что причиняло убытки на сумму около полумиллиона долларов в год.

Размножение A. forbesi обычно происходит несколько раз в течение лета. При этом стимулом для начала размножения может служить даже небольшое повышение температуры воды. Звезды обоих полов приподнимают тело над дном на концах лучей и выметывают половые продукты в воду через парные отверстия у основания каждого луча. Остатки половых желез после вымета половых продуктов дегенерируют, осенью начинается формирование новых гонад, которые быстро растут и к началу следующего лета снова оказываются наполненными зрелыми яйцами и сперматозоидами. Личинки после трех-четырех недель свободного существования в воде оседают и превращаются в крохотных звездочек диаметром около 1 мм, которые вскоре начинают питаться недавно осевшей на дно молодью моллюсков и других животных. Поедают молодые звездочки и друг друга, в результате чего численность их за первый месяц после оседания сильно уменьшается. В течение жизни в планктоне личинки не относятся далеко от места вымета яиц, и наиболее массовое оседание молоди происходит обычно именно там, где особенно многочисленны и взрослые звезды.

Рост звезды зависит от условий питания. При хорошем питании A. forbesi за полгода вырастает до 8—10 см в диаметре, а половозрелость наступает уже к концу первого года жизни. При плохом питании звезды растут медленнее и созревают только к двухлетнему возрасту. Общая продолжительность жизни звезд из рода Asterias не превышает 5—6 лет.

В половых железах A. forbesi и других видов этого рода иногда встречаются паразитические инфузории Orchitophrya stellarum. Массовое развитие этих инфузорий может приводить к полному разрушению гонад.

A. forbesi обычно медленно ползают по дну посредством координированного движения ножек. На горизонтальной поверхности звезда использует свои ножки как рычаги, не подтягивая тело сокращением присосавшихся ножек, а скорее толкая его вперед, т. е. в прямом смысле ходит на своих многочисленных ножках. Подтягивание тела ножками происходит лишь тогда, когда звезде приходится подниматься по наклонной или вертикальной поверхности. Средняя скорость движения звезды составляет около 10 см в 1 мин, но иногда в течение короткого времени она может двигаться значительно быстрее — до 25—30 см в 1 мин.

По-видимому, звезды в течение жизни не могут совершать больших миграций. Это было установлено опытом по своеобразному мечению звезд безвредной для них синей краской. Погруженные на короткий срок в слабый раствор краски, звезды окрашиваются в голубой цвет, который сохраняется у них более 9 месяцев. Около 12 тыс. таких окрашенных звезд было выпущено на одной устричной банке у побережья штата Коннектикут. В течение 10 месяцев сборщики устриц в радиусе 10 миль от места выпуска должны были отмечать все находки необыкновенных голубых звезд. К концу этого срока удалось обнаружить около 300 меченых звезд, но ни одна из них не была найдена дальше чем за полтора километра от места выпуска.

Питается A. forbesi, как мы уже указывали, главным образом различными двустворчатыми моллюсками. Найдя моллюска, звезда наползает на него и принимает очень характерную позу, приподнимая среднюю часть тела и присасываясь многочисленными ножками лучей к створкам моллюска. Затем звезда начинает растягивать створки, развивая при этом силу до 4,5 кг. Только очень крупным устрицам иногда удается противостоять в течение длительного времени такой силе, и звезда бывает вынуждена оставить жертву и отправиться на поиски более легкой добычи. В подавляющем же большинстве случаев мускул, запирающий створки моллюска, в конце концов несколько расслабляется и между створками образуется щель, в которую звезда всовывает свой вывернутый наружу желудок и постепенно переваривает все тело моллюска внутри его раковины. После этого желудок втягивается обратно, и звезда уползает в поисках новой жертвы, оставляя после себя пустую раковину.

Несмотря на медлительность движений, звезды способны поедать не только неподвижных моллюсков. Жертвами морских звезд становятся даже такие моллюски, как гребешки (Pectinidae). Обычно спокойно лежащие на дне гребешки при приближении к ним их главного врага — хищной морской звезды — сразу же начинают хлопать створками раковины, с силой выталкивая из нее воду. Используя, таким образом, ракетный принцип движения, они всплывают и, продолжая от-

крывать и захлопывать раковину, могут отплывать на значительное расстояние. Если же гребешок почему-либо не успевает спастись бегством, звезда обхватывает его своими руками, открывает и поедает (рис. 144).

Ущерб, причиняемый звездами, настолько велик, что оказалось целесообразным содержать специально оборудованные небольшие суда для вылова и уничтожения звезд, на что только в штате Коннектикут затрачивается ежегодно более 100 тыс. долларов. Отлов звезд производится драгой или протаскиваемыми по дну швабрами, в которых звезды запутываются. Изобретена даже специальная так называемая сосущая драга — соединенная с трубой воронка, опускаемая на небольших глубинах на дно и по мере движения судна всасывающая при помощи помпы морских звезд. Приведем некоторые цифры, позволяющие судить об огромном количестве звезд, скапливающихся на устричных банках. В местах обильных скоплений одна сосущая драга за 10 мин работы может поднять на борт до нескольких центнеров звезд.

У представителей рода Asterias, подобно большинству других морских звезд, хорошо развита способность к регенерации утраченных частей тела. Известен любопытный случай, когда при массовом развитии одного из видов хищных звезд, уничтожавших ценных моллюсков, звезд вылавливали, рубили на куски и выбрасывали обратно в море. Результат получился противоположный ожидаемому. Подобно тому как у легендарных драконов на месте отрубленной головы появлялось несколько новых, так и из разрубленной звезды вырастало несколько звезд и численность их еще более увеличилась. Поэтому при отлове звезд их обычно убивают погружением в горячую воду и в дальнейшем перерабатывают на удобрение.

Способ, которым морским звездам удается открывать двустворчатых моллюсков и поедать их, был хорошо изучен Кристинсеном на другой звезде из того же семейства — Evasterias troschelii, обитающей на мелководьях у Тихоокеанского побережья Северной Америки. У двустворчатых моллюсков рода Protothaca перерезали запирающий мускул и после этого стягивали их створки резиновым поясом, представляющим собой своеобразный динамометр. Наблюдая, как звезды поедают таких моллюсков, удалось установить, что звезда с лучами длиной 20 см может растягивать створки с силой более 5 кг. При этом звезде достаточно лишь чуть-чуть приоткрыть створки. Даже в щель шириной в несколько десятых долей миллиметра она способна просунуть свой растягивающийся, как резина, желудок. У мидий в месте выхода из раковины тонких нитей биссуса, которыми моллюск прикрепляется к субстрату, есть незакрывающаяся щель шириной около 0,1 мм. Для просовывания желудка внутрь раковины звезде оказывается достаточно и такого ничтожно малого отверстия, и чтобы полакомиться мидией, ей даже не приходится тратить усилия на открывание раковины. Чтобы выяснить, на какую же длину звезда может вытягивать свой вывернутый наружу желудок, звездам предлагали мидий, помещенных внутрь пластмассовых трубок на разном расстоянии от их конца. Оказалось, что звезда способна уничтожить мидию, находящуюся в 10 см от отверстия, вытягивая свой желудок на расстояние, равное половине длины луча, а в некоторых случаях и на всю его длину.

До сих пор окончательно не выяснено, выделяют ли звезды какие-либо ядовитые для моллюсков вещества, вызывающие расслабление запирающего мускула. Для ряда видов доказано, что звезда открывает раковину только посредством механической силы. Но не исключено, что у некоторых звезд используются одновременно оба способа.

Очень интересные наблюдения проводил Л. Смит над крупной хищной пятилучевой звездой Pisaster brevispinus. Ползая по дну, эта звезда безошибочно останавливается над местом, где находится один из закапывающихся в грунт моллюсков из родов Saxidomus и Protothaca. После этого звезда начинает разрывать грунт, отбрасывая ножками в стороны песок и мелкие камешки размером до 2 см. Эта работа продолжается двое или трое суток, причем рытье происходит только ночью, а днем звезда неподвижно лежит на месте производимых ею раскопок. В конце концов звезда выкапывает нору, равную по диаметру размерам ее тела (до 70 см) и глубиной около 10 см. Добравшись до моллюска, который всегда оказывается в самом центре норы, как раз против рта звезды, звезда присасывается находящимися вблизи рта ножками к вершине раковины. Затем она приподнимает, опершись на концы лучей, центральную часть своего тела и вытаскивает моллюска наружу, после чего расправляется с ним обычным для астерид способом, открывая раковину и всовывая в ее полость свой желудок.

Иногда звезды одного и того же вида из различных местообитаний значительно отличаются друг от друга по биологии, в частности по характеру питания и связанному с ним поведению. Так, Pisaster brevispinus, обитающие у побережий Калифорнии, поедают главным образом плоских ежей рода Dendraster, а севернее — в заливе Пьюджет-Саунд, проползают среди поселений этих ежей, не обращая на них внимания, и питаются моллюсками, выкапывая их, как было описано выше. Соответственно этому различна и реакция Dendraster в том и другом районе на близость этой звезды. Калифорнийские ежи сразу же начинают закапываться в песок, когда вблизи них проползает опасная для них звезда, а ежи из Пьюджет-Саунд не реагируют на звезд даже на

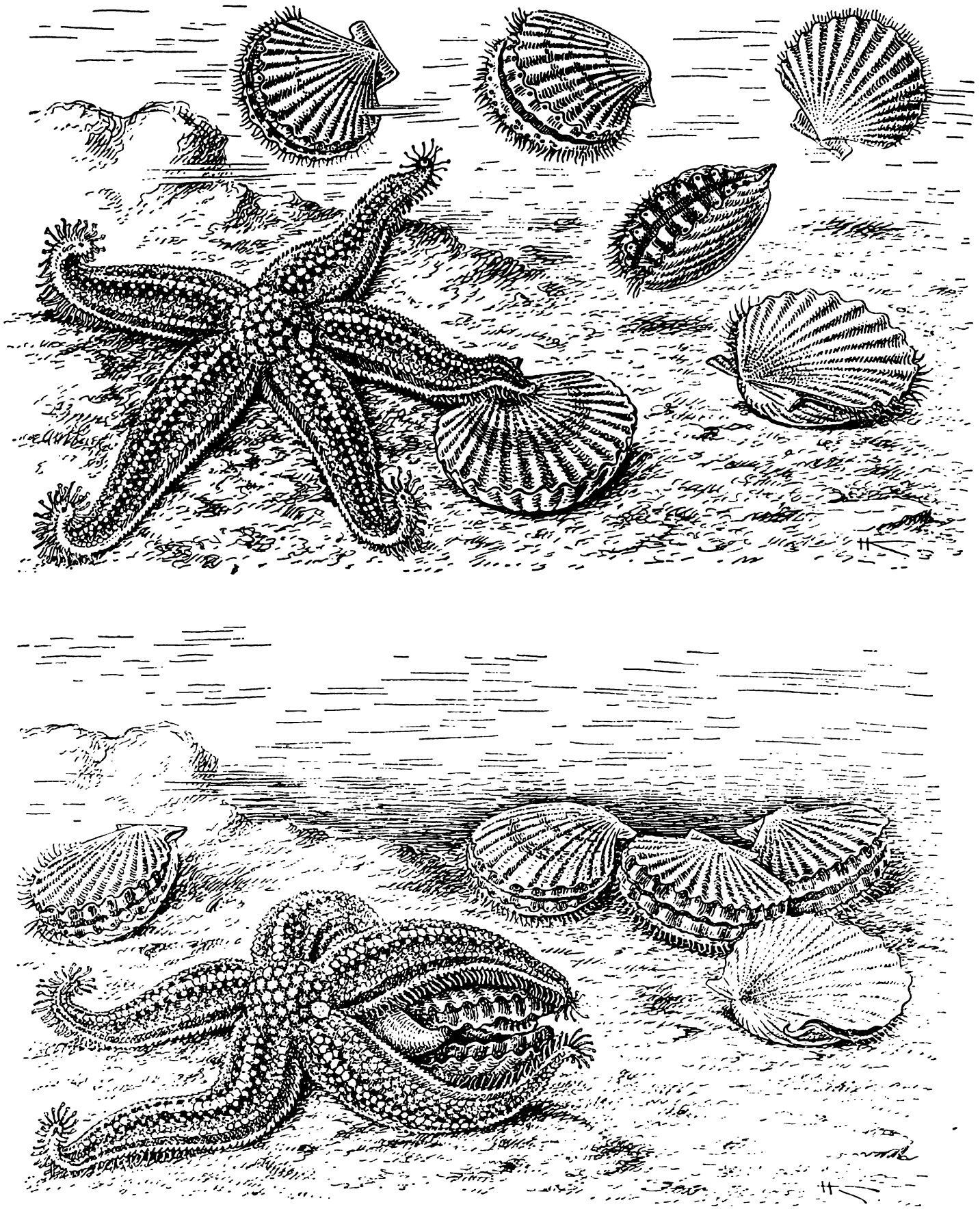


Рис. 144. Охота морской звезды Asterias vulgaris за моллюсками Pecten jacobeus.

расстоянии нескольких сантиметров и начинают закачиваться, лишь потревоженные случайно наползающей на них звездой.

Защитные реакции на прикосновение или близость хищных звезд вырабатываются и у многих других животных. Большей частью это реакция бегства от звезды. Х. Ф е д е р очень красочно описывает такую реакцию у крупного брюхоногого моллюска морское ушко (Haliotis). При соприкосновении со звездой Pisaster ochraceus моллюск приподнимает раковину на своей толстой ноге и начинает стремительно поворачивать ее на 180° то в одну то в другую сторону. Освободившись такими стряхивательными движениями от присосавшихся к раковине ножек звезды, моллюск поворачивается и уползает от хищника «аллюром, напоминающим галоп». Нога его при этом резко сокращается и вытягивается, производя движения, более свойственные пиявке или гусенице пяденицы, чем крупной улитке. Подобным же образом реагируют на хищных звезд брюхоногие моллюски блюдечки (Acmaea).

Другая морская улитка — Cryptonatica catena — при прикосновении к ней звезды Asterias rubens обволакивает всю свою раковину способной сильно растягиваться ногой, к скользкой поверхности которой не могут присосаться ножки звезды. Это спасает улитку, так как звезды начинают выворачивать желудок, чтобы переварить свою добычу, лишь после того, как захватывают и прочно удерживают ее ножками. А морской еж Paracentrotus lividus реагирует на нападающих на него хищных звезд, ощетинивая и быстро раскачивая на стебельках свои многочисленные ядовитые педицеллярии, которые схватывают и отрывают ощупывающие ежа ножки звезды. Одновременно еж стремится уползти от звезды. Подобной реакции не происходит, если к ежу прикасаются звезды безвредных для него видов.

На мелководьях Тихоокеанского побережья Северной Америки, от Калифорнии до острова Ванкувер, живет небольшая пятилучевая звезда астрометис Astrometis sertulifera (табл. 37), предпочитающая селиться в защищенных от яркого света местах. Длина лучей астрометис обычно не превышает 8 см. Ее спинная поверхность окрашена в сочный темно-зеленый цвет и усажена многочисленными шипами с ярко-красными кончиками и темно-синими или пурпурными основаниями. Нижняя поверхность звезды соломенно-желтая, а амбулакральные ножки яркого канареечного цвета. Основания спинных шипов окружены у нее розетками из многочисленных мелких педицеллярий, а более крупные одиночные педицеллярии рассеяны по поверхности тела. По наблюдениям Д ж е н н и н г с а, основное назначение педицеллярий — защита расположенных между шипами нежных кожных жабр. При раздражении поверхности кожи заползшими на звезду мелкими рачками или другими животными папулы сокращаются и втягиваются, а педицеллярии начинают открывать и закрывать свои щипчики, пока им не удастся схватить вызвавшее раздражение животное или попавшую на кожу чужеродную частицу. Захваченных мелких рачков педицеллярии могут держать не выпуская более двух суток. Все схваченное педицеллярии удерживают настолько прочно, что можно, например, поднять звезду из воды за педицеллярии, ухватившие волоски на коже руки.

К семейству Asteriidae относится и настоящий гигант среди морских звезд—пикноподия Pycnopodia helianthoides (табл. 37), живущая на скалистых участках дна, покрытых зарослями бурых водорослей, у северо-восточного побережья Тихого океана от Калифорнии до Алеутских островов. Спинной скелет у этой звезды практически отсутствует, и ее многочисленные лучи отличаются чрезвычайной гибкостью и подвижностью. Наиболее крупные звезды достигают 80 см в диаметре и массы 4,5 кг. Когда такая звезда ползет, распластав по дну два десятка своих лучей, ее тело занимает площадь около 0,5 м². Красно-коричневая поверхность тела покрыта многочисленными группами серо-фиолетовых разветвленных папул, между которыми разбросаны гроздья педицеллярий.

Известный специалист по морским звездам У. Ф и ш е р так описывает поведение пикноподии: «Питается она главным образом морскими ежами, раками отшельниками и другими животными, которых ей удается поймать, нападает на крупных голотурий и поедает мертвых или ослабленных рыб. Последних она ловит своими лучами, почти столь же подвижными, как руки осьминога. Возбужденная близостью пищи, она движется очень быстро и более активна, чем все другие звезды, которых мне приходилось наблюдать. Когда эта звезда быстро ползет с тысячами своих извивающихся ножек, она производит внушительное впечатление, а ее многочисленные помпоны из цепких педицеллярий и широкое, гибкое тело делают ее грозным орудием уничтожения. В борьбе с сопротивляющейся рыбой или крабом она может привести в действие более 15 тыс. ножек с присосками. Пикноподия целиком заглатывает крупных морских ежей Strongylocentrotus, а спустя некоторое время выбрасывает наружу лишенную игл чистую скорлупу ежа. После сражения с морским ежом ножки пикноподии бывают обильно усажены педицелляриями ежа, ярко выделяющимися своей пурпурной окраской на светло-желтом фоне ножек. Иногда пикноподии попадаются даже на удочки рыбаков, схватывая наживку из мяса рыбы или моллюска».

Интересна пикноподия не только крупными размерами и хищным способом питания. У этой звезды вторично развились некоторые черты дву-

сторонней симметрии дополнительно к таковым, унаследованным звездами от их предков. Свою жизнь на дне пикноподия начинает в виде небольшой пятилучевой звездочки, у которой вскоре вырастает шестой луч, занимающий, как правило, строго определенное положение по отношению к интеррадиусу с мадрепоровой пластинкой. Дальнейшее увеличение числа лучей происходит путем образования по обеим сторонам шестого луча все новых и новых пар симметричных лучей, число которых может в конце концов достигнуть 24. Проявляется двусторонняя симметрия и в физиологии звезды. Пикноподия обычно двигается, направляя вперед одни и те же определенные лучи, и эти же лучи использует в первую очередь для переворачивания в нормальное положение, если ее положить ротовой стороной кверху.

У Тихоокеанского побережья Центральной и Южной Америки обитают представители семейства *гелиастерид* (Heliasteridae), включающего один мелководный род *гелиастеров* (Heliaster). При взгляде на звезду этого рода со спинной стороны кажется, что у нее очень широкий диск и короткие лучи, которых бывает от 20 до 44. Однако с брюшной стороны видно, что лучи, разделенные межлучевыми перегородками, доходят почти до центра диска. Спинная сторона окрашена в черный цвет.

В 1973 г. в желобе Кайман в Карибском море советской экспедицией был поднят с глубины 6750 м кусок затонувшей древесины, на котором было найдено более десятка крохотных (диаметр менее 1 см) полупрозрачных пятиугольных, ранее неизвестных звездочек. Они были описаны под названием *каймановтелла* (Caymanostella spinimarginata) и оказались настолько своеобразными, что их пришлось выделить в особое семейство Caymanostellidae. Спустя три года на противоположной стороне земного шара, в Коралловом море на глубине более 5 км, также на куске затонувшей древесины, были найдены звездочки очень близкого вида, названного C. admiranda (рис. 145). К настоящему времени известно еще несколько находок таких звезд (пока еще не описанных), обнаруженных экспедициями разных стран также на затонувшей древесине в различных районах Мирового океана на меньших глубинах. По принимавшейся ранее системе эти звездочки были отнесены к отряду Phanerozonia. Точная принадлежность этих очень своеобразных звезд к одному из выделяемых теперь отрядов пока не установлена.

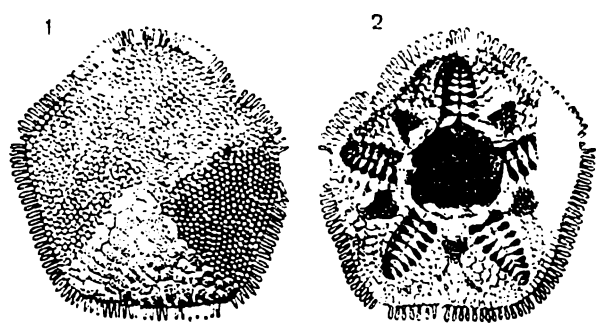


Рис. 145. Найденная на затонувшем куске дерева, поднятом с глубины 5200 м, морская звезда Caymanostella admiranda (сем. Caymanostellidae) со спинной (*1*) и с брюшной (*2*) стороны.

* * *

В 1986 г. была опубликована статья (Бейкер, Роув, Кларк) о новом, шестом классе современных иглокожих — Concentricycloidea. В этой статье описан новый род и вид (*ксилоплакс* — Xyloplax medusiformis) крохотных иглокожих диаметром до 1 см, внешне очень напоминающих морскую звезду каймановтеллу и, так же как и она, найденных на кусках затонувшей древесины, поднятых несколько раз с глубин от 1000 до 1200 м у побережья Новой Зеландии. Эти организмы, несомненно, относятся к типу иглокожих, так как им присуща пятилучевая симметрия и у них есть уникальная для иглокожих амбулакральная система (рис. 146). Вместе с тем Xyloplax имеет несколько существенных отличий от всех других иглокожих.

Амбулакральная система ксилоплакса состоит из двух кольцевых сосудов, соединенных короткими интеррадиальными каналами; внутреннее кольцо (*к1* на рис. 146) соответствует околоротовому кольцевому сосуду других иглокожих, а внешнее (*к2*) — уникально и представляет собой периферический кольцевой сосуд с одним рядом амбулакральных ножек с ампулами. Кишечник и рот отсутствуют. Вся полость тела с нижней (вентральной) стороны покрыта сплошной тонкой перепонкой. В интеррадиусах полости тела находятся 5 пар гонад (*г*), содержащих эмбрионы на разных стадиях развития (живорождение).

Авторы включили новый класс в подтип Asterozoa, к которому до сих пор относили из современных иглокожих только морских звезд и офиур. Авторы считают, что внешнее кольцо амбулакральной системы ксилоплакса возникло из радиальных каналов с амбулакральными ножками, проходящих в каждом из пяти лучей морских звезд; терминальные пластинки (*тп*), видимо, соответствуют концевым пластинкам лучей морских звезд; вентральная перепонка могла образоваться путем расширения и выворачивания наружу мешковидного желудка морских звезд. По-видимому, такой видоизмененный желудок сохранил свою функцию, и ксилоплакс питается посредством наружного пищеварения, наползая перепонкой на скопления бактерий или на другие мелкие организмы. Таким образом, своеобразные

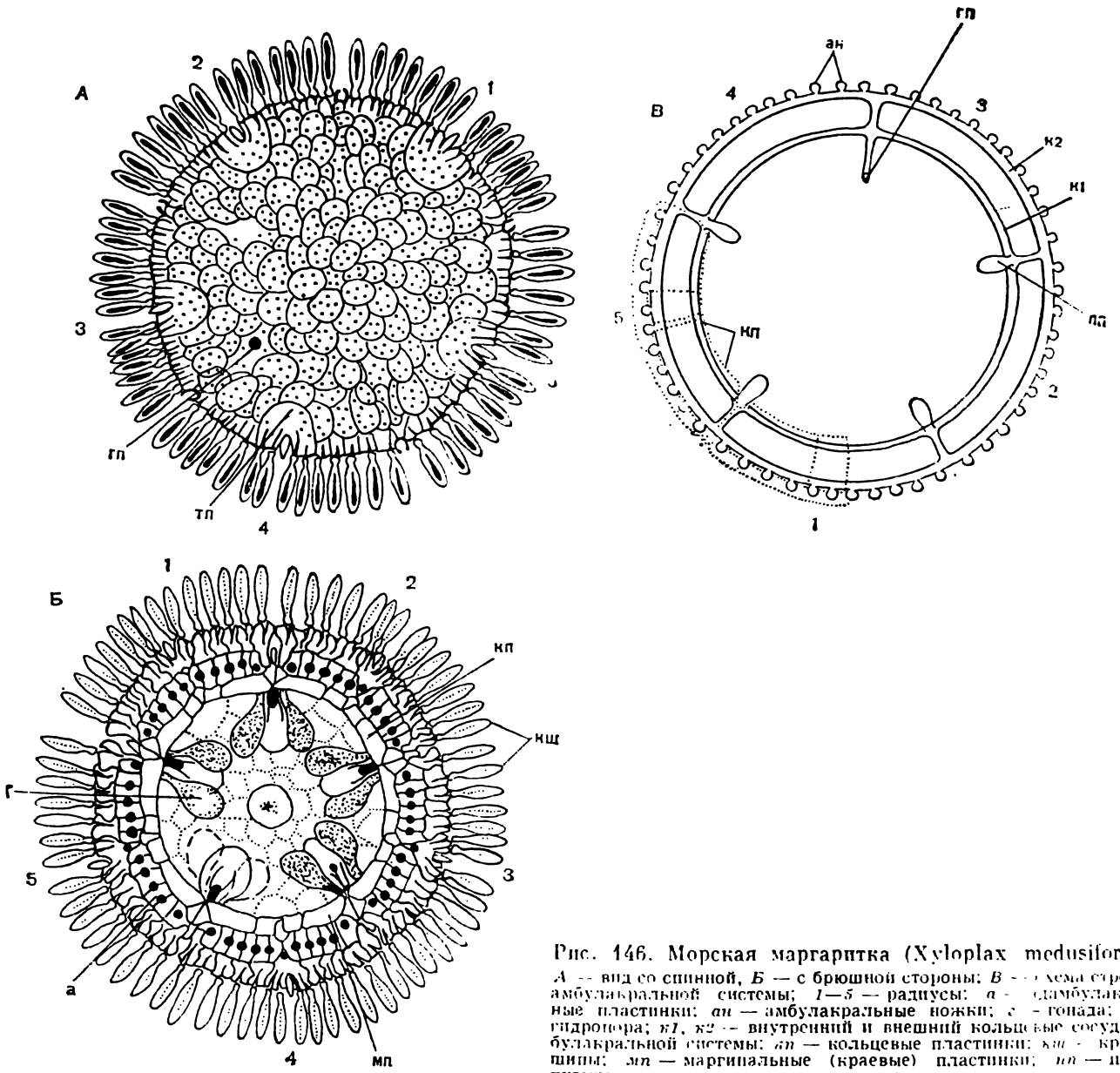


Рис. 146. Морская маргаритка (Xyloplax medusiformis): *А* — вид со спинной, *Б* — с брюшной стороны; *В* — схема строения амбулакральной системы; *1—5* — радиусы; *а* — адамбулакральные пластинки; *ан* — амбулакральные ножки; *г* — гонада; *гп* — гидропора; *к1*, *к2* — внутренний и внешний кольцевые сосуды амбулакральной системы; *кп* — кольцевые пластинки; *кш* — краевые шипы; *мп* — маргинальные (краевые) пластинки; *пп* — полиев пузырь, *тп* — терминальная пластинка.

морфологические особенности ксилоплакса, видимо, можно вывести из структур, свойственных настоящим морским звездам. Вероятно, ксилоплакс произошел от морских звезд в результате адаптации к крайне специфическим условиям обитания на затонувшей древесине. Из морских звезд наиболее близки к ксилоплаксу каймановстеллы, представляющие собой как бы более раннюю стадию адаптивных изменений, связанных с существованием на столь необычном субстрате.

По-видимому, более правильно не выделять ксилоплакса в особый класс, а включить его в класс морских звезд в ранге особого отряда или подкласса.

Название «морские маргаритки» дано ксилоплаксу за окаймляющие его тело шипы, несколько напоминающие лепестки цветка.

КЛАСС ОФИУРЫ, ИЛИ ЗМЕЕХВОСТКИ

(OPHIUROIDEA)

Офиуры внешне сходны с морскими звездами. Тело их звездообразной формы, но, в отличие от тела морских звезд, с четко обособленными от диска и очень подвижными членистыми лучами, напоминающими хвосты змей. Отсюда и назва-

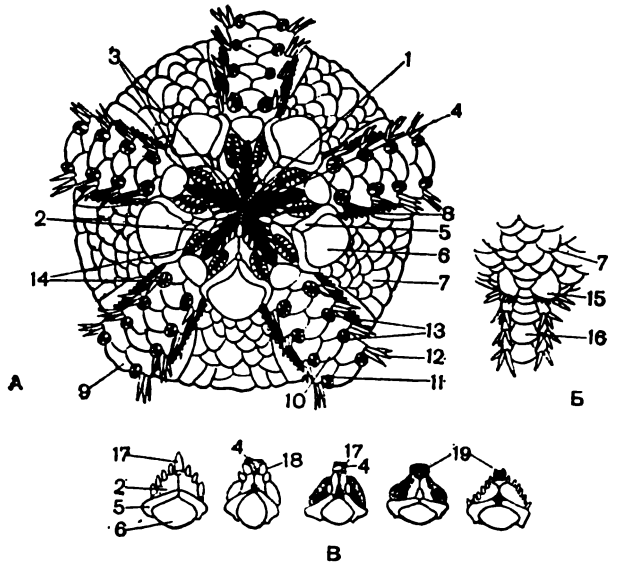


Рис. 147. Схема строения наружного скелета офиур:
А — вид с ротовой стороны; *Б* — часть диска и луча со спинной стороны; *В* — различные типы строения ротового угла; *1* — рот; *2* — челюсть; *3* — ротовые папиллы; *4* — зубы; *5* — адоральный щиток; *6* — ротовой щиток; *7* — чешуйки диска; *8* — бурсальная щель; *9* — луч; *10* — брюшные щитки; *11* — боковые щитки; *12* — иглы луча; *13* — амбулакральные поры для выхода ножек; *14* — амбулакральные чешуйки; *15* — радиальные щитки; *16* — спинные щитки; *17* — непарная и *18* — парная инфрадентальные папиллы; *19* — зубные папиллы.

ние этого класса «змеехвостки». Не только внешнее сходство, но и ряд черт внутренней организации сближают офиур со звездами. На основании этого некоторые зоологи и палеонтологи объединяют их в один класс. Однако большинство исследователей считают, что офиуры произошли не от морских звезд, а имели, вероятно, общих с ними предков. Эволюция офиур началась рано, уже в нижнем ордовике, и шла, в отличие от эволюции морских звезд, в сторону усиленного развития рук как органов движения. Мы рассматриваем офиур как самостоятельный класс, представленный в современной фауне тремя отрядами, насчитывающими более 250 родов и свыше 2000 видов.

Нынешние офиуры отличаются от морских звезд не только обособленностью лучей от диска, но и отсутствием открытых амбулакральных борозд, так как в процессе филогенетического развития у них появились закрывающие их пластинки. Кроме того, из-за сильного разрастания позвонков лучей полость в них весьма сокращена. У офиур, в отличие от морских звезд, в лучи не заходят отростки желудка.

Змеехвостки — обычные обитатели морского дна. Их можно встретить как на мелководье, так и на больших глубинах. Максимальная глубина, на которой обнаружены офиуры, — 8135 м. Некоторые змеехвостки являются настоящими абиссальными видами и не встречаются выше 2000—2500 м, но большинству форм свойствен большой диапазон вертикального распределения, у отдельных видов даже превышающий несколько тысяч метров. Живут офиуры на самых разнообразных грунтах. Многие литоральные и прибрежные виды часто прячутся под камнями, в губках и кораллах или среди водорослей. Некоторые из них, особенно представители семейства Amphiuridae, зарываются в песок либо в ил, выставляя над поверхностью грунта лишь кончики лучей. Местами офиуры образуют огромные скопления и являются руководящими формами донных биоценозов. Так, в Японском море, вдоль берегов острова Сахалин на глубине от 100 до 200 м огромные пространства заняты биоценозом, в котором первостепенную роль играет змеехвостка Ophiura sarsi. Поедая множество мелких морских организмов и являясь, в свою очередь, пищей различных донных рыб, офиуры имеют существенное значение в общей экономике моря.

Тело большинства змеехвосток уплощено и состоит из округлого или пятиугольного диска и 5, реже 6—9 лучей. Лучи часто очень длинные и в несколько раз (а иногда даже в 20 раз) могут превышать диаметр диска, средние размеры которого около 1—2 см, но у отдельных видов они достигают 10 см. Обычно лучи простые, суженные к концу, однако у некоторых офиур, таких, например, как *голова горгоны* (Gorgonocephalus caryi) (табл. 28), они ветвятся.

Характерной особенностью змеехвосток является сильное развитие у них не только внешнего (в виде тонких пластинок), но и внутреннего скелета лучей, состоящего из отдельных позвонков, скрепленных между собой специальными мышцами и связками. У одних офиур сочленовная поверхность позвонков гладкая, в виде часового стекла, поэтому лучи их чрезвычайно подвижны, могут сворачиваться на брюшную сторону и обвиваться вокруг различных предметов (рис. 149). У других офиур позвонки имеют более сложные соединения в виде ямок и бугорков, в таких случаях лучи менее подвижны и могут изгибаться главным образом в горизонтальной плоскости. Снаружи членики лучей прикрыты тонкими скелетными пластинками, образующими 4 ряда вдоль каждого луча. Среди них различают брюшные щитки, прикрывающие амбулакральные борозды, спинные щитки, противоположные брюшным, и два ряда боковых щитков, несущих различно устроенные иглы лучей (рис. 147). Иногда пластинки лучей могут быть недоразвиты или даже отсутствовать.

На брюшной стороне луча в каждом членике имеются два отверстия для выхода амбулакральных ножек. Ножки офиур лишены присосок и ампул и служат для дыхания или осязания.

Диск змеехвосток, подобно лучам, снаружи покрыт пластинками, имеющими вид чешуек. Среди них на спинной поверхности у основания лу-

чей выделяются более крупные парные пластинки — радиальные щитки. Иногда чешуйки диска бывают снабжены различными иголочками, гранулами, бугорками, а радиальные щитки имеют вырез, несущий мелкие иголочки, так называемые папиллы дискового выреза.

В центре диска на стороне, обращенной к субстрату, помещается рот. Форма его звездообразна, так как интеррадиально в него вдаются пять треугольных выступов — челюстей. На вершине челюсти располагаются челюстные (ротовые) пластинки, снабженные по краю чешуйчатыми иголочками — ротовыми папиллами, одна или две самые верхние из которых называются инфрадентальными. За ними в глубине рта помещаются зубы, а у некоторых видов — зубные папиллы. Рядом с челюстными пластинками находятся узкие адоральные щитки, охватывающие с боков крупную пластинку — оральный щиток. Один из оральных щитков пронизан порами, через которые в водоносную систему поступает вода. Челюсти у офиур подвижны и помогают не только удерживать и размельчать пищу, но также и захватывать ее.

Большинство змеехвосток раздельнополы. Гермафродитизм отмечен сравнительно для немногих форм. Как правило, гермафродитные виды проявляют заботу о потомстве и вынашивают молодь, однако не все вынашивающие молодь виды являются гермафродитами.

Размножение у офиур чаще происходит весной либо летом, половые продукты выводятся в воду. При этом многие офиуры приподнимаются на концах лучей и выметывают половые продукты за короткий промежуток времени с небольшими паузами. Чаще первыми приступают к размножению самцы. Оплодотворенные в воде яйца развиваются в пелагическую личинку — офиоплутеус (рис. 121), отличающуюся длинными отростками и своеобразным скелетом, состоящим из двух симметричных половинок. На образование офиоплутеуса требуется около трех недель с момента оплодотворения яйца. Все дальнейшие превращения личинки во взрослый организм происходят в толще воды, пока офиоплутеус плавает. В отличие от звезд, сидячая стадия в развитии офиур отсутствует. Претерпев сложные изменения, личинка превращается в маленькую офиуру, которая опускается на дно и начинает вести донный образ жизни.

Не все виды выметывают половые продукты в воду. В районе Новой Зеландии, по данным Фелла, имеется вид, который прикрепляет от 20 до 200 яиц, богатых желтком, к нижней поверхности камней или в расщелинах. Эту любопытную особенность можно считать уже некоторой заботой о потомстве, получающей дальнейшее развитие у отдельных видов змеехвосток, распространенных главным образом в антарктических и субантарктических районах. Известно немало видов, вынашивающих молодь либо на своем теле, либо в бурсах, либо в яичниках. В самом простом случае яйца выметываются в воду, но затем молодь оседает на тело матери и долгое время ползает по его поверхности. При внутреннем вынашивании молоди яйца задерживаются в бурсах, в которые через щели все время поступает свежая вода, а вместе с ней легко может проникать и сперма, оплодотворяющая яйца. Обычно в бурсе имеется всего несколько экземпляров молоди, но у Astrochlamys bruneus Мортенсен обнаружил в каждой бурсе до 200 эмбрионов. Виды, вынашивающие молодь в бурсах, имеют более растянутый период размножения, чем виды, выметывающие яйца в воду. Так, у очень широко распространенной небольшой офиуры Amphipholis squamata развивающуюся молодь в бурсах можно наблюдать в течение всего года. Возможно, в данном случае имеет место подлинное живорождение, когда эмбрион развивается за счет питательного материала, получаемого от матери. Фелл сообщает, что в стенках бурс, которые содержат эмбрионы, развиваются особые лакуны кровеносной системы. Кроме того, яйца этой офиуры мелкие и, вероятно, не содержат достаточного для всего периода развития желтка. Во всяком случае яйца, вынутые из бурс, быстро погибают, если не получают дополнительной пищи. У других видов, вынашивающих молодь, яйца крупные, богатые желтком и, проходя в бурсах весь путь развития, очевидно, не получают дополнительного питания за счет материнского организма. Некоторые авторы высказывают предположение, что во многих случаях сильнее развитые эмбрионы могут использовать для питания яйца, находящиеся на более ранних стадиях развития. С настоящим живорождением мы встречаемся у некоторых антарктических видов, у которых местом развития молоди становятся яичники, например у Ophionotus hexactis.

У большинства видов офиур пол различить невозможно, кроме самок, вынашивающих молодь. Лишь 4 вида офиур имеют вполне выраженный половой диморфизм. У Amphilimus androphorus (рис. 148), Ophiosphaera insignis, Ophiodaphne materna и Astrochlamys bruneus известны карликовые самцы, всегда сидящие на более крупных самках.

Некоторые виды змеехвосток могут еще размножаться поперечным делением. Случаи подобного бесполого размножения чаще всего имеют место у мелких шестилучевых видов, диаметр диска которых всего около 3 мм. При этом диск может делиться в любом направлении, но всегда каждая часть остается с тремя лучами и восстанавливает недостающие. Поэтому у таких форм часто попадаются экземпляры с тремя длинными и тремя более короткими лучами. Бесполое размножение

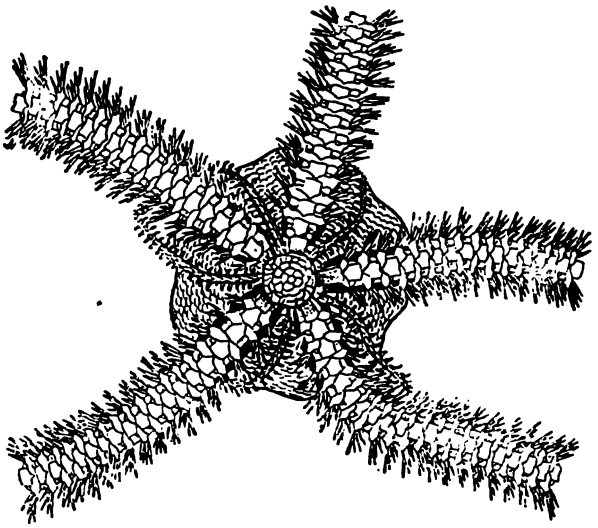


Рис. 148. Самец Amphilicus androphorus, паразитирующий на ротовой стороне самки своего вида.

наиболее распространено среди видов рода Ophiactis из отряда настоящих офиур.

Со способностью восстанавливать недостающие части, столь широко распространенной среди офиур, связана и другая их особенность: они не только легко обламывают свои лучи, но некоторые змеехвостки могут временно лишаться спинной части диска и даже части внутренностей. Недостающие части довольно быстро регенерируют, если не повреждено околоротовое нервное кольцо и диск сохранил хотя бы один луч.

Растут офиуры в течение нескольких лет и достигают максимальных размеров на 4—6-м году жизни, хотя многие из них начинают размножаться уже на 2—3-й год.

Офиуры — наиболее подвижные животные среди иглокожих. Они передвигаются с помощью лучей (рук) и редко используют для этого амбулакральные ножки. Несмотря на ясно выраженное лучевое строение, при движении офиуры ведут себя как билатеральносимметричные животные. При этом 2 или 4 луча волнообразно изгибаются, тогда как непарный луч направлен вперед либо назад, а диск приподнят над субстратом. Офиуры могут использовать и другие способы передвижения. Некоторые виды подтягиваются, захватывая предметы одним или двумя лучами и подталкиваясь остальными. Несмотря на отсутствие ампул и присосок, отдельные виды используют при движении амбулакральные ножки, упираясь ими в неровности грунта. Наблюдения, проведенные в лабораторных условиях, показали, что змеехвостки могут ползать по стеклянным стенкам аквариума при помощи амбулакральных ножек, но в этих случаях железистыми клетками офиур выделяется особая слизь, как бы приклеивающая ножки к поверхности. Амбулакральные ножки играют весьма важную роль при закапывании офиур в грунт. Анатомические и гистологические исследования показали, что у офиур имеются особые приспособления, заменяющие ампулы ножек и дающие им возможность вытягиваться.

Часто лучи и ножки офиур принимают активное участие в захвате пищи и продвижении ее ко рту. Питаются змеехвостки различными мелкими животными, детритом, а отдельные виды исключительно водорослями. При этом мелкие частицы подносятся ко рту ножками, а более крупные захватываются лучами, которые, изгибаясь, доставляют их в рот. Исследование желудков европейских офиур показало, что они на 75—90% заполнены детритом, перемешанным с остатками мелких рачков, полихет, моллюсков, молоди иглокожих и других мелких морских организмов. В аквариумах офиур можно кормить рыбой. Многие офиуры чувствуют добычу на расстоянии и ползут к ней.

Опыты, проведенные над змеехвостками, показали, что чувствительными к пищевым раздражениям являются в значительной степени амбулакральные ножки, которые даже на отделенной от диска части луча продолжали направлять пищевые частицы в сторону бывшего рта, а посторонние частицы быстро отбрасывать.

Офиуры весьма чувствительны к световым раздражениям и реагируют на различные механические воздействия, однако об их органах чувств почти ничего не известно.

Некоторые офиуры способны светиться. Следует заметить, что светятся только лучи и их иглы, а иногда еще и оральные щитки. Довольно сильное свечение желтовато-зеленоватым светом часто является ответом на малейшее прикосновение к офиуре.

Свечение офиур часто привлекает к себе различных веслоногих рачков, которые поселяются на их теле или забираются во внутренние органы. Некоторые виды копепод паразитируют в бурсах офиур, откладывая в них массу яиц и тем самым мешая размножению хозяина. Иногда копеподы вызывают значительные галлоподобные вздутия в основании лучей змеехвосток. Следует, однако, отметить, что паразиты и комменсалы офиур немногочисленны, хотя и известны из разных систематических групп животных. Подвижный образ жизни и прочный скелет до некоторой степени предохраняют офиур от нападения мелких врагов. Тем не менее в офиурах можно встретить различных инфузорий, паразитических моллюсков, ракообразных, червей. Сами же офиуры чрезвычайно склонны поселяться на других организмах. Некоторые змеехвостки постоянно обитают среди игл морских ежей. Например, мелкая офиура Nannophiura lagani, диаметр диска которой едва достигает 0,5 мм, приспособилась к жизни на брюшной стороне плоского морского ежа

Laganum depressum, где перелезает с одной иглы на другую, как маленькая обезьянка с дерева на дерево. Весьма часто офиуры встречаются на губках и кораллах.

Почти все 5-лучевые представители подотряда ветвистых офиур обычно сидят на различных кораллах, а некоторые даже питаются их мягкими тканями.

В литературе отмечено несколько случаев сожительства офиур с морскими лилиями. Так, офиуры рода Ophiomaza живут в сообществе с морскими лилиями. Офиуру Ophiomaza cacaotica (рис. 122) неоднократно находили на ротовой стороне тропической морской лилии рода Comanthus, чашечку которой она крепко обвивает лучами. Окраска этой офиуры довольно пестрая и вполне соответствует таковой хозяина.

Окрашены офиуры более скромно, чем остальные иглокожие. Отдельные виды, правда, имеют ярко-красный или малиновый цвет, но они малозаметны из-за сравнительно небольших размеров. В окраске змеехвосток преобладают кремовые, желтые, зеленоватые, бурые тона, часто оживляемые различными пятнами контрастного цвета.

Ископаемые остатки офиур немногочисленны и изучены далеко не полно. В настоящее время известно около 180 видов вымерших офиур.

В классе офиур 3 отряда: *оегофиуриды* (Oegophiurida), *фринофиуриды* (Phrynophiurida) и *настоящие офиуры* (Ophiurida).

ОТРЯД ОЕГОФИУРИДЫ (OEGOPHIURIDA)

В современной фауне этот древний отряд, известный с нижнего ордовика, представлен единичными видами, относящимися к роду Ophiocanops семейства Ophiocanopidae.

ОТРЯД ФРИНОФИУРИДЫ (PHRYNOPHIURIDA)

Представители этого отряда не имеют сплошного чешуйчатого или пластинчатого покрова на диске и лучах. Диск и лучи у них затянуты толстой кожей, часто покрытой гранулами. К этому отряду относятся все офиуры с разветвленными лучами, а также некоторые формы, имеющие простые лучи. Последние у большинства видов чрезвычайно подвижны, могут сворачиваться в спираль и обвиваться вокруг различных предметов. Всего в отряде 5 семейств и 70 родов, из которых семейство *офиомиксид* (Ophiomyxidae) с 23 родами относится к подотряду *офиомиксин* (Ophiomyxina), а остальные 4 семейства с 47 родами — к подотряду *ветвистых офиур* (Euryalina).

Подотряд офиомиксин в нашей фауне представлен всего двумя видами рода *офиосколексов* (Ophioscolex). Один из них — O. glacialis — распространен в Баренцевом, Карском морях, в море Лаптевых, в районе Земли Франца-Иосифа, в северных районах Атлантического океана. Эта кораллово-красного цвета офиура, с диаметром диска до 25 мм, может светиться. Она обнаружена на глубине от 37 до 250 м. Второй вид — O. purpureus — обитает в северных районах Атлантического океана от Бискайского залива на юге до юго-западной части Баренцева моря и берегов Гренландии на севере. Он встречен на глубине от 75 до 1380 м.

Один из наиболее известных представителей подотряда ветвистых офиур — астероникс Asteronyx loveni — относится к семейству *астероникид* (Asteronychidae). Он широко распространен в теплых и умеренных водах Мирового океана на глубине от 100 до 3000 м. Его обычно находят обвившимся вокруг морских перьев. Ж.-М. Перес, спускавшийся в 1959 г. в батискафе по западному склону Яванского желоба, на глубине 1650 м видел астероникса, которые двумя лучами, скрученными, как виноградная лоза, держались за субстрат, а тремя вытянутыми вперед лучами совершали волнообразные движения и таким образом ловили пищевые частицы, взвешенные в воде. Цвет астероникса кораллово-красный. Размеры их довольно значительны: диаметр диска около 4 см, а длина лучей около 40 см. Молодь астероникса ползает по дну и питается детритом. Достигнув размеров 5—6 мм, молодая офиура взбирается на морское перо и переходит, подобно взрослым животным, на питание планктоном или взвешенными в воде частицами, однако вполне возможно, что не брезгует и полипами, на которых поселяется.

Не менее известны, чем предыдущий вид, представители семейства *горгоноцефалид* (Gorgonocephalidae), включающего свыше 30 почти исключительно тропических родов. В наших водах встречаются представители всего трех родов. Лучи этих офиур сильно ветвятся и очень подвижны. Поэтому когда они двигаются, то действительно напоминают голову мифического чудовища со змеями вместо волос на голове.

Во всех наших дальневосточных морях на глубине от 25 до 785 м распространена офиура *голова горгоны* (Gorgonocephalus caryi). У этой обычно оранжевого или желтовато-буроватого цвета змееххвостки диаметр диска достигает 5 см (табл. 28). Весьма близок к ней более крупный (с диаметром диска до 10 см) *североатлантический горгоноцефал* (G. eucnemis), распространенный в северной части Атлантического океана и в Арктике вплоть до Восточно-Сибирского моря. Взрослые особи горгоноцефалов питаются мелкими животными, которых они захватывают широко расставленными лучами либо собирают вместе с грунтом. Молодь на ранних стадиях развития ведет паразитический

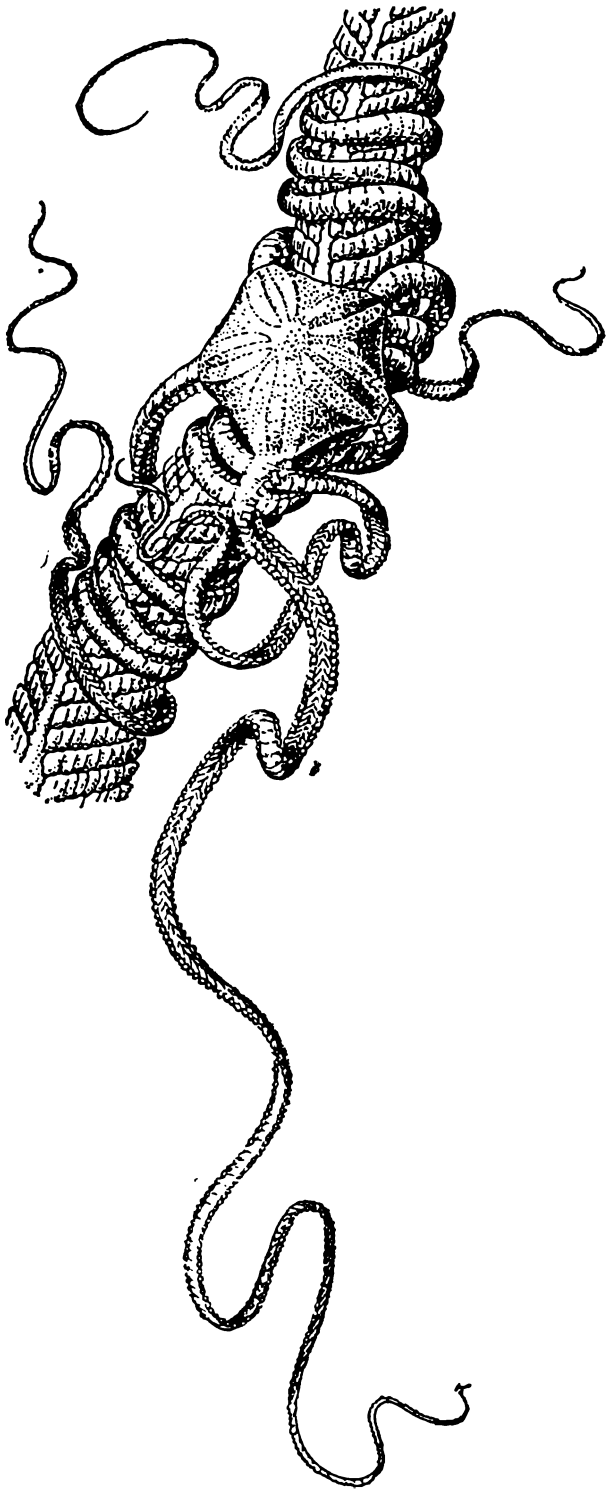


Рис. 149. Змеехвостка Asteronyx loveni на морском пере.

образ жизни на коралловых полипах, питаясь их мягкими тканями. Затем, когда на руках молодой офиуры появится уже несколько ветвлений, молодые особи переходят на спину взрослых горгоноцефалов, где они проводят некоторое время, поедая мелкую добычу, застревающую в разветвлениях их рук. Случается, что они наносят повреждения и взрослому организму, на котором поселяются, соскабливая его кожу.

Среди подотряда ветвистых офиур пока известен лишь один вид, проявляющий заботу о потомстве. Это *астрохламис* (Astrochlamys bruneus), также относящийся к семейству горгоноцефалид. Яйца у этого вида развиваются в бурсах. Распространен астрохламис в водах Антарктики на глубине до 3000 м. Диаметр диска астрохламиса едва превышает 1 см, но лучи в 7—8 раз длиннее. Обычно маленькие самцы астрохламисов сидят на аборальной поверхности диска самки.

Два других семейства подотряда ветвистых офиур — *астерошематиды* (Asteroschematidae) и *эуриалиды* (Euryalidae) — содержат по 6 родов каждое. Основная масса видов этих семейств населяет тропики, но некоторые виды распространены более широко, встречаясь как в прибрежных водах, так и на больших глубинах.

ОТРЯД НАСТОЯЩИЕ ОФИУРЫ (OPHIURIDA)

Подавляющее большинство известных змеехвосток относится именно к этому отряду. Диск у этих офиур обычно покрыт чешуйками, а лучи — пластинками. Лучи никогда не ветвятся и менее подвижны, чем у представителей предыдущего отряда. Они изгибаются лишь в горизонтальной плоскости, так как сочленение позвонков у них более сложное — при помощи бугорков и ямок.

Одно из наиболее обширных семейств этого отряда — *офиакантиды* (Ophiacanthidae) — содержит большое число видов, широко распространенных в Мировом океане, причем многие из них обитают на больших глубинах. У офиакантид диск на спинной стороне сплошь затянут покровом из тесно расположенных низких бугорков, шипиков или иголочек, маскирующих чешуйки диска. Лучи снабжены большим числом часто очень длинных и шиповатых иголочек. Наиболее типичным представителем семейства является *двузубая офиаканта* (Ophiacantha bidentata) (табл. 37), часто встречающаяся в Арктике, Атлантическом и Тихом океанах на глубине от 10 до 4500 м. Эта довольно мелкая буроватая офиура, с диаметром диска до 12 мм, обладает способностью светиться.

Способность к свечению еще более широко распространена среди представителей другого семейства — *офиокомид* (Ophiocomidae). Наиболее интенсивно светятся Ophiopsila annulosa и O. aranea, обитающие в Средиземном море на глубине до 100 м. Эти офиуры начинают светиться при малейшем раздражении. Достаточно дотронуться палочкой либо пинцетом до луча офиуры, как она моментально вспыхивает ярким светом сначала в месте прикосновения, затем свечение охватыва-

ет и остальные лучи. При более длительном раздражении эти змеехвостки светятся ярким зеленовато-желтым светом, причем кажется, что свет исходит от всей поверхности офиуры. Однако гистологические исследования этих видов показали, что железистые клетки, секрет которых вызывает свечение, расположены лишь в определенных местах тела офиур. Светиться могут иглы, брюшные и боковые пластинки лучей. Эта особенность рассматриваемых видов была с успехом использована при изучении их образа жизни. Оба вида активны ночью, при дневном освещении прячутся в песок. Способность светиться дала возможность наблюдать этих животных ночью без дополнительного освещения. Оказалось, что питающиеся офиуры выставляют из убежища три луча, располагая их перпендикулярно течению и таким образом улавливая и отфильтровывая взвешенные в воде пищевые частицы.

Весьма привлекательна *красивая офиокома* (Ophiocoma delicata), найденная на глубине около 35 м у юго-восточного побережья Австралии. У этой офиуры пятиугольный маленький, очень плоский диск бледно-коричневого цвета с несколькими круглыми или овальными пятнами, каждое с широкой белой каймой. Пластинки лучей тоже двухцветные: одна часть темно-пурпурная, а другая почти белая; лучи поэтому выглядят поперечнополосатыми.

На коралловых отмелях тропической зоны Тихого океана часто можно встретить еще одного представителя офиокомид — Ophiomastix annulosa (табл. 30).

Способны светиться и виды семейства *амфиурид* (Amphiuridae), отличающиеся главным образом строением ротового угла, на вершине которого сидят две инфрадентальные ротовые папиллы (рис. 147). Интересно напомнить, что свечение офиур впервые было обнаружено более 170 лет назад: оно было замечено у Amphipholis squamata. Оказалось, что светиться способны только живые особи, причем основной свет исходит от основания игл, а ножки, как правило, не светятся. Какое значение для змеехвосток имеет свечение, до сих пор не выяснено. Вполне возможно, что яркие вспышки, возникающие при прикосновении к офиурам, пугают питающихся ими рыб. Офиуры тем самым получают шанс на спасение. Любопытно, что эта весьма маленькая офиура, диаметр диска которой не превышает 4—5 мм, сумела приспособиться к чрезвычайно разнообразным условиям обитания и распространиться почти повсеместно в тропической и умеренной зонах Мирового океана. Ее можно встретить и в западной части Баренцева моря. Цвет офиуры голубоватый или серовато-белый. Обитает она на литорали и опускается до глубины 250 м. Эта змеехвостка — гермафродит. Яйца у нее развиваются в бурсах, причем период размножения очень растянут и эмбрионы могут быть обнаружены в бурсах в течение круглого года. Очень редко удается найти экземпляры этого вида с неповрежденным диском, так как часто при неблагоприятных условиях офиуры отбрасывают спинную часть диска, иногда даже вместе с желудком и половыми железами. Вскоре все утраченные части регенерируют.

Проявляет заботу о потомстве и маленькая черноморская *амфиура Степанова* (Amphiura stepanovi). Молодь в ее бурсах можно обнаружить в начале лета и осенью. Исследуя внутреннюю организацию амфиуры Степанова, Д. М. Федотов пришел к заключению, что A. stepanovi — гермафродитный вид, которому свойственно живорождение. Живет она зарывшись в песок или скрывшись в раковине устриц. Эту офиуру можно встретить в Черном море до глубины 250 м, а также в Мраморном море.

В Средиземном море, вдоль европейского берега Атлантического океана и у западного берега Африки, обитает очень близкий к предыдущему вид — Amphiura chiajei. Положенная на песок, эта змеехвостка быстро закапывается в него с помощью амбулакральных ножек, оставляя торчать над поверхностью грунта лишь кончики лучей. Стенки проделанных в песке углублений офиура укрепляет слизью, чтобы они не осыпались, а волнообразные движения лучей и различные сокращения диска способствуют циркуляции воды в углублениях, создавая благоприятные условия для дыхания. Наблюдения над экземплярами, содержавшимися в аквариумах, показали, что около 18 месяцев офиуры могли жить зарывшись в песок, никогда по своей воле его не покидая. Они способны совершать с помощью лучей лишь незначительные перемещения в грунте. Питались офиуры взвешенными в воде частицами детрита, которые они улавливали выставленными над поверхностью грунта кончиками лучей. Ко рту мелкие частички продвигались с помощью амбулакральных ножек, а более крупные частицы подносились самими лучами. Оказалось, что живой добычи этот вид никогда не ловит. Но не все пищевые частицы, поднесенные ко рту, поступают в него. Околоротовые ножки как бы сортируют пищу и частично ее отбрасывают. Они же отбрасывают и непереваренные остатки.

Представителей рода амфиур можно встретить в разных районах Мирового океана. Например, в антарктических водах встречается Amphiura antarctica, а в тропической части Атлантического океана — вынашивающая молодь A. stimpsoni. В наших дальневосточных морях, в Японском море, в Татарском проливе, в Охотском море, на мелководье Южных Курильских островов часто попадается довольно крупная темно-красная офиура Amphiodia fissa, предпочитающая небольшие глубины. Ее часто используют в пищу донные рыбы.

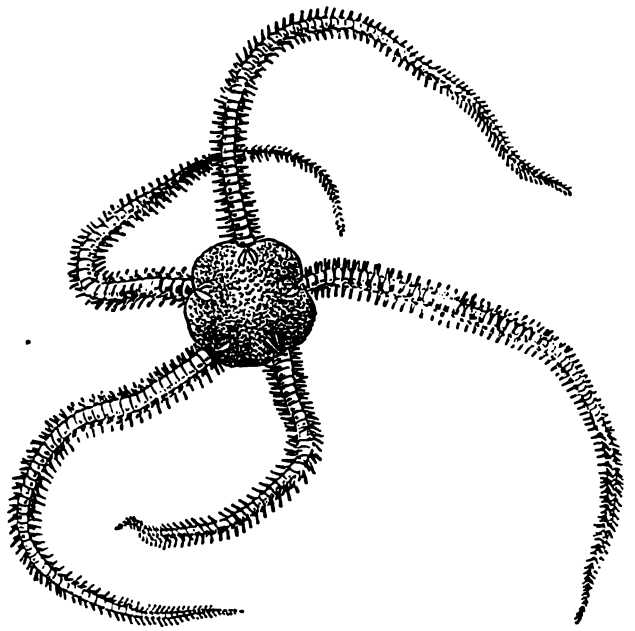


Рис. 150. Amphiura antarctica со спинной стороны.

Не менее обычна в наших дальневосточных морях и в северной части Атлантического океана, а также в Баренцевом, Белом, Карском морях очень эффектная *колючая змеехвостка* (Ophiopholis aculeata) (табл. 32), относящаяся к семейству *офиактид* (Ophiactidae).Она часто встречается среди скоплений губок, камней, на известковых водорослях на глубине от 5 до 500 м. Колючие змеехвостки имеют пеструю окраску коричневато-фиолетовых или красноватых оттенков, иногда с зеленоватым узором. Диск усажен мелкими иголочками, часто пестроокрашенными.

В семействе офиактид встречаются виды, способные размножаться бесполым путем. Маленькая 6-лучевая офиура Ophiactis virens, обитающая в Средиземном море и Атлантическом океане, размножается делением тела на две части. После деления каждая часть быстро восстанавливает утраченную и снова становится 6-лучевой, однако часто лучи различаются размерами. Рост лучей происходит за счет прибавления новых члеников на их концах, поэтому более старые членики оказываются в основании лучей.

В тропических водах на коралловых рифах очень часто встречаются представители семейства *офиотрихид* (Ophiotrichidae), отличающиеся главным образом тем, что у них отсутствуют ротовые папиллы, а на вершине челюстей имеется группа зубных папилл (рис. 147). Диск у офиотрихид покрыт чешуйками, которые могут быть замаскированы густым покровом из очень низких бугорков и иголочек. Они часто пестро окрашены и имеют причудливый рисунок. Ophiomaza cacaotica, живущая на морских лилиях, часто окрашена под цвет хозяина.

Великолепного синего цвета офиура Ophiothrix coerulea (табл. 30). Она была найдена в Тихом океане вблизи островов Лиу-Киу. Спинная сторона этой офиуры имеет характерный рисунок, так как радиальные щитки обрамлены белым кантом, а лучи — с темными кольцами, между которыми выделяются белые точки, расположенные на спинных щитках лучей. Иглы лучей с фиолетовым оттенком.

Не менее красива и офиура Ophiothrichoides pulcherrima (табл. 31), найденная там же. Название этой змеехвостки в переводе на русский язык означает «прекраснейшая». Диск у этой офиуры с чередующимися синими и желтыми кольцами. Ротовые щитки желтые с широким синим бордюром. Лучи с чередующимися синими и желтыми спинными щитками. Иглы лучей стекловидные с голубоватыми концами.

Единственный представитель семейства офиотрихид в нашей фауне встречается иногда в южной части Черного моря. Это *ломкий офиотрикс* (Ophiothrix fragilis), очень широко распространенный в Атлантическом океане вдоль берегов Европы и Африки, а также в Средиземном море. Ломкий офиотрикс встречается от литорали до глубины 1200 м. Питается эта офиура главным образом донными животными — червями, моллюсками и мелкими морскими ежами. Живет ломкий офиотрикс обычно в разных укрытиях, среди камней, в пустых раковинах моллюсков.

Представители семейства *офиодерматид* (Ophiodermatidae) распространены в основном в тропиках. В районе Мексиканского залива и Карибского моря на литорали обитает *короткоиглая офиодерма* (Ophioderma brevispina). В отличие от других офиур, передвигающихся с помощью лучей, эта офиура при движении использует амбулакральные ножки, цепляясь ими за неровности субстрата.

В наших морях чаще всего попадаются виды одного из самых больших семейств змеехвосток — семейства *настоящих офиур* (Ophiuridae). К этому семейству принадлежит обширный род *офиур* (Ophiura), широко распространенный по всем морям. Наиболее характерным представителем рода офиур является *офиура Сарса* (O. sarsi) (табл. 28), весьма часто встречающаяся в арктических морях, в северной части Атлантического и Тихого океанов от мелководья до глубины 3000 м. Подобно остальным представителям этого семейства, у офиуры Сарса довольно толстый диск, имеющий в основании лучей на спинной стороне вырез, усаженный папиллами, и сравнительно короткие лучи.

У берегов Австралии обитает O. multispina, близкая к описанной выше офиуре Сарса. Диск у нее также покрыт крупными пластинками, а лучи относительно короткие, что придает офиуре «коренастый» вид.

Еще более грубого сложения представители рода *амфиофиур* (Amphiophiura). Диск у них высокий, толстый, покрытый грубыми, часто вздутыми пластинками, лучи крепкие, почти треугольные в поперечном разрезе. Виды этого рода чаще встречаются на большой глубине. В Охотском море, у Южных Курильских островов, у берегов Японии, а также в районе Аляски и Калифорнии на глубине от 130 до 1076 м обитает офиура Amphiophiura ponderosa (табл. 37). Эта кораллово-красная офиура — одна из самых крупных в отряде настоящих офиур. Диск ее, покрытый грубыми вздутыми пластинками, иногда имеет диаметр около 5 см, а лучи в 4—5 раз длиннее диаметра диска.

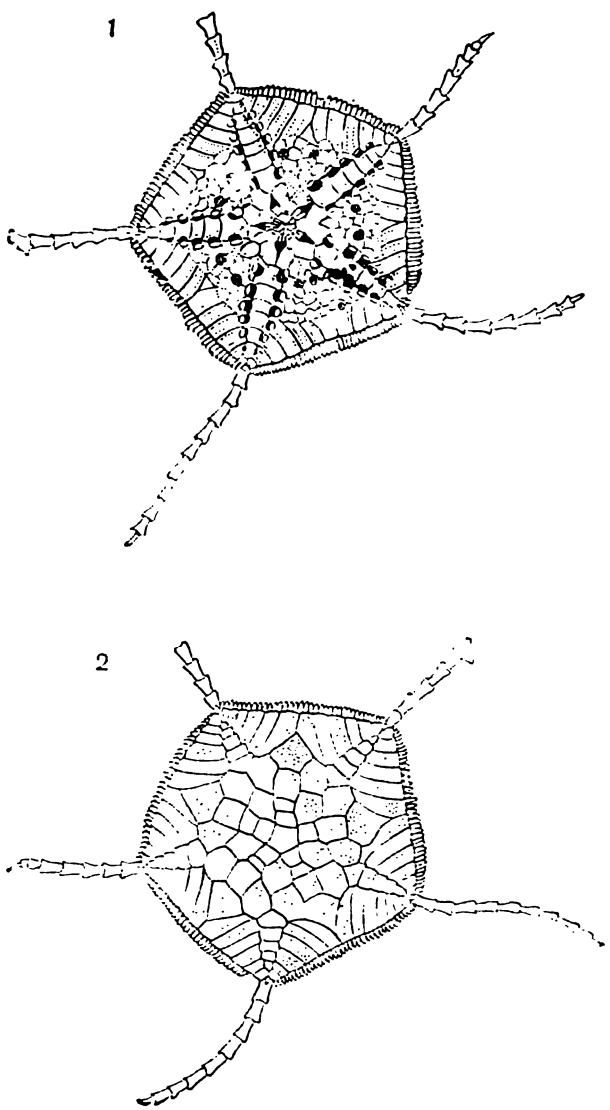
Представители рода *офиоплеур* (Ophiopleura) имеют диск, затянутый мягкой кожей, скрывающей мелкие чешуйки. Самым обычным видом в наших северных морях является O. borealis (табл. 32). Поверхность ее диска кажется совершенно атласной. Это одна из наиболее крупных офиур, диаметр ее диска иногда превышает 4 см. Цвет этой офиуры красный, желто-оранжевый или оранжевый.

Виды семейства настоящих офиур можно встретить и в антарктических водах. Некоторые из них проявляют заботу о потомстве. Особенно интересен Ophionotus hexactis, молодь которого развивается в яичниках самки. Эта шестилучевая красновато-фиолетовая офиура с диаметром диска около 3 см встречается на небольших глубинах у острова Кергелен. Диск самок часто бывает растянут несколькими большими эмбрионами, диаметр диска которых может быть около 1 см, а длина лучей — 2,5 см. Яичники имеют вид пузырьков, причем в каждом из них созревает только одно яйцо, которое выпадает в просвет яичника и там развивается после оплодотворения в маленькую офиуру. Остальные яйца дегенерируют, возможно, что они идут на питание развивающегося эмбриона. Как происходит оплодотворение яиц, до сих пор не ясно. Очевидно, сперма попадает в бурсы вместе с постоянно поступающей туда водой. Маленькие офиуры выходят наружу, вероятно, через бурсальную щель, освободившийся яичник при этом сильно уменьшается.

Не менее любопытны змеехвостки, оригинальной формой напоминающие нечто среднее между звездой и офиурой. Отсюда происходит и их название — *звездоофиуры* (Astrophiura). Однако внимательное изучение этих животных показало, что они ничего общего со звездами не имеют, а являются настоящими офиурами. У них ряд пластинок диска и лучей сильно разрастается и образует нечто вроде щита, а свободные части лучей становятся очень хрупкими. Эти части лучей лишены брюшных и спинных щитков, а также амбулакральных пор для выхода ножек. Образ жизни этих интересных офиур неизвестен. Однако куполообразная форма дискового щита, значительное развитие амбулакральных ножек щитовой части позволяют предположить, что звездоофиуры прикрепляются к скалам и камням и питаются, фильтруя воду ротовыми амбулакральными ножками. В роде звездоофиур насчитывается всего 6 видов, пять из которых встречены в разных районах Тихого океана и один вид — у берегов Южной Африки и в субантарктических водах Индийского океана. Найдены звездоофиуры на глубине от 90 до 3080 м. В Беринговом море (к северу от Командорских островов) на глубине 2440 м обнаружена Astrophiura chariplax. Вдоль побережья Калифорнии на глубине менее 1000 м найдена A. marione (рис. 151).

Небольшое семейство *офиолеуцид* (Ophioleucidae) содержит всего 5 родов и полтора десятка видов, распространенных преимущественно в

Рис. 151. Astrophiura marione:
1 — с ротовой, *2* — со спинной стороны.



тропической зоне. Однако один вид этого семейства — Ophiostriatus striatus — обитает в Северном Ледовитом океане (к северу от Карского моря), в море Лаптевых и к северу от Исландии. Он обнаружен на глубине от 698 до 4000 м.

В северной части Тихого океана (в районе Командорских островов) на глубине 2440 м встречен представитель другого рода офиолеуцид — Ophioleuce oxycraspedon. Этот вид характеризуется очень плоской брюшной стороной диска и наличием бордюра из мелких папилл по всему его краю.

В 1972 г. был описан новый вид глубоководных офиолеуцид — Bathylepta pacifica. Эта офиура была обнаружена в юго-западной части Тихого океана (восточнее Новой Каледонии) на глубине 6680—6830 м во время рейса научно-исследовательского судна «Витязь».

Виды трех семейств — Ophionereididae, Hemieuryalidae и Amphilepididae — в нашей фауне не встречаются. Правда, один вид последнего семейства — Amphilepis norvegica, распространенный в Атлантическом океане от Канарских островов и Средиземного моря до берегов Норвегии и Лофотенских островов на глубине от 100 до 2900 м, мог бы, видимо, обитать и в юго-западной части Баренцева моря, но пока там не обнаружен.

ТИП ПОГОНОФОРЫ

(POGONOPHORA)

Погонофоры интересны во многих отношениях. Открытие их было одним из самых неожиданных событий в современной зоологии. Еще недавно казалось, что время описания новых классов и типов давно миновало, что все группы животных высокого систематического ранга давно хорошо известны. Действительность опровергла это представление. Тип погонофор, объединяющий полторы сотни видов своеобразных морских животных, был установлен лишь в середине нашего столетия, а детально изучен лишь в последние 30 лет. Многие примитивные особенности строения и эмбрионального развития погонофор позволили по-новому оценить эволюцию основных ветвей вторичнополостных животных.

Погонофоры (табл. 44) интересны также отсутствием кишечника, который в процессе эволюции у них исчез. Этим они отличаются от остальных свободноживущих многоклеточных животных (не считая очень примитивных губок). Известные случаи полной утраты пищеварительного канала по большей части касаются паразитических животных (скребни, ленточные черви, некоторые эндопаразитические брюхоногие моллюски и ракообразные). Как только отсутствие кишечника у погонофор было доказано, встал вопрос о том, как они питаются.

Погонофоры ведут почти неподвижную жизнь на дне моря внутри длинной защитной трубки. Подобным же образом в трубках обитают и многие многощетинковые черви (Polychaeta, Sedentaria), относящиеся к типу кольчатых червей. Одинаковый образ жизни этих двух неродственных друг другу групп животных привел к выработке у них сходных, но независимо возникших приспособлений. Погонофоры и живущие в трубках полихеты приобрели большое внешнее сходство, настолько смущающее некоторых зоологов, что они ошибочно считают погонофор своеобразно измененными кольчатыми червями (С а у с в а р д, Н о р е в а н г). Таким образом, погонофоры дают возможность изучить закономерности развития у неродственных животных сходных приспособлений (к о н в е р г е н ц и й) под влиянием одинаковых условий жизни.

Наконец, любопытна и история изучения погонофор. Еще недавно они казались большой зоологической редкостью, но в действительности принадлежат к самым обычным элементам морской фауны. Не удивительно поэтому, что погонофоры уже давно попадали в руки ученых. Однако они не привлекали внимания и обычно причислялись к давно известным группам животных. В одном из музеев естественной истории в США многие десятки лет хранились неопознанные погонофоры, собранные еще в прошлом столетии в Тихом океане американскими океанографическими экспедициями. Лишь теперь, когда мы знаем, что такое погонофоры, эти уникальные экземпляры «дождались» своих исследователей. В 1963 г. английский зоолог Д. К а р л а й л писал: «Когда в 20-х годах английское исследовательское судно «Дискавери II» работало в Антарктике и Субантарктике, одна из обычнейших неприятностей при добывании донных животных с больших глубин заключалась в том, что после 10 или 12 часов работы драга поднималась, забитая массой каких-то волокон. Очень часто мешок драги был настолько заполнен этой противной массой «gubbins», что исключалась возможность получения какого бы то ни было материала, интересного в биологическом отношении, и весь улов после быстрого и грубого осмотра выбрасывался за борт. Это случалось так часто, что биологи на борту судна употребляли шуточное наименование «Gubbinidae» в качестве названия «семейства» для этого досадного материала». Вспоминая этот период на борту «Дискавери II», профессор сэр Алистер Х а р д и сказал автору этой главы, что «Gubbinidae», несомненно, были погонофоры. Таким образом, некоторые из ведущих морских биологов того времени выбросили за борт много тонн погонофор. ... Совершенно очевидно, что они не подозревали о биологической природе «Gubbinidae».

Честь открытия первого представителя погонофор принадлежит французскому зоологу М. К о л л е р и. В 1914 г., изучая кольчатых червей, добытых с большой глубины в районе Малайского архипелага голландской морской зоологической экспедицией на судне «Зибога», он обнаружил нитевидное животное, обитающее в тонкой кольчатой трубочке. Коллери исследовал его и назвал Siboglinum weberi (Siboga — название судна, linum в переводе с латинского — нить; weberi —

видовое название в честь зоолога Вебера, начальника экспедиции). Хотя Коллери переисследовал в 1944 г. Siboglinum, выяснить полностью план строения этого животного и его систематическое положение ему не удалось. Вторая находка была сделана почти 20 лет спустя после первой советским зоологом П. В. Ушаковым в Охотском море. В трале, поднятом с глубины 3500 м, оказалось несколько длинных бурых трубок, содержащих животных с венцом щупалец на переднем конце тела. Ушаков описал их в 1933 г. под названием Lamellisabella zachsi (от лат. lamella — пластинка, Sabella — родовое название многощетинкового червя; zachsi — видовое название в честь русского зоолога И. Г. Закса) и отнес к многощетинковым червям (Polychaeta) — классу давно и хорошо известному, объединяющему множество видов, широко распространенных во всех морях.

Однако шведский зоолог К. Э. Иоганссон, изучив Lamellisabella на разрезах, установил, что это животное ничего общего с многощетинковыми червями не имеет, и в 1937 г. выделил его в новый класс — Pogonophora (от греч. pogon — борода и phoro — несу). Так в системе животного мира среди примерно семидесяти классов появился еще один, установленный для одного вида. Систематическое положение этого класса оставалось темным, а происхождение неясным, поскольку ни строение, ни эмбриональное развитие Lamellisabella не были еще изучены. Но интерес был возбужден, и в специальной зоологической литературе началось оживленное обсуждение систематического положения нового класса.

Немецкий зоолог Ульрих (1950) использовал даже некоторые особенности строения Pogonophora для обоснования старой гипотезы происхождения целомических животных от коралловых полипов — так называемой архицеломатной теории, которая до сих пор пользуется признанием в ФРГ, Бельгии и Швеции. Интересно, что долгое время никому не приходило в голову сравнить животных, описанных Ушаковым и Коллери, и только в 1951 г. автором этого раздела была доказана принадлежность Siboglinum к классу Pogonophora.

С 1949 г. начался новый период изучения погонофор — в морях Дальнего Востока приступил к исследованиям океанических глубин «Витязь», флагман советского исследовательского флота, экспедиционное судно Академии наук СССР. Первые же зоологические сборы «Витязя», сделанные на больших глубинах в Охотском и Беринговом морях и в Курило-Камчатском глубоководном желобе (на глубине более 8000 м), содержали множество различных погонофор. За последующие 25 лет почти непрерывной экспедиционной работы «Витязь» совершил много исследовательских рейсов, участники экспедиций изучали фауну Тихого и Индийского океанов и собрали обильный материал по погонофорам. Против всяких ожиданий, эти животные оказались весьма широко распространенными во многих океанах и морях. Новый материал дал возможность советским зоологам описать более 70 новых видов, построить классификацию погонофор, изучить их план строения и сделать наблюдения над образом жизни и географическим распространением.

Сравнение погонофор с другими животными позволило В. Н. Беклемишеву еще в 1944 г. высказать убеждение, что эта группа заслуживает ранга типа. Однако обоснованная характеристика нового типа погонофор и доказательства принадлежности его к особой эволюционной ветви целомических животных (Coelomata) были даны лишь в 1955 и 1975 гг. автором этого раздела, изучившим главные особенности строения и эмбрионального развития Pogonophora. К числу других существенных открытий относятся выяснение строения и эволюции щупальцевого аппарата, установление особенностей раннего развития зародыша, выяснение химического состава трубки и пигмента крови, обнаружение особого заднего отдела тела, открытие нового класса в этом типе животных и объяснение способа питания погонофор.

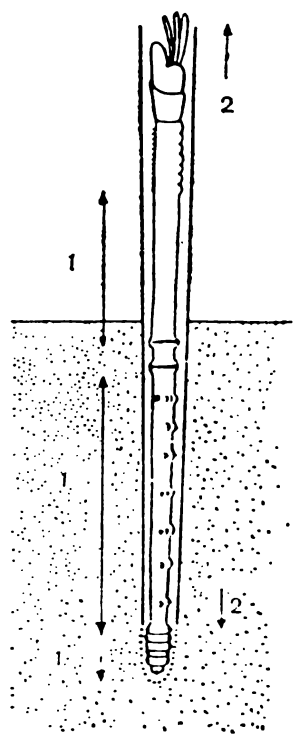


Рис. 152. Схема, иллюстрирующая области роста у погонофор:
1 — главные области роста тела животного; 2 — область роста трубки (по Саусвард).

На заднем конце длинного тела животного (рис. 152) имеется крошечный, снабженный щетинками участок, который долго оставался неизвестным, несмотря на то что через руки исследователей прошли тысячи погонофор. Это объясняется тем, что этот отдел тела помещается в заднем, очень нежном и тонкостенном участке трубки, который легко обрывается и теряется или вообще не попадает в трал, оставаясь на дне моря в глубине ила.

В настоящее время погонофоры найдены почти во всех морях, даже там, где донная фауна ранее была хорошо изучена, например в Баренцевом море близ Мурманского побережья, в проливе Скагеррак у берегов Швеции, в западной части Атлантического океана, в Средиземном море, в фиордах Норвегии, в Японском море. Около 40 лет назад мы знали лишь 3 вида пого-

нофор, ныне известно около 150 видов. Судя по тому, что все время и в разных районах описываются новые виды, и учитывая слабую изученность фауны Мирового океана, естественно предположить, что действительное видовое разнообразие погонофор выражается четырехзначным числом.

Погонофоры — в большинстве обитатели больших глубин. Почти половина известных видов живет глубже 3000 м. Исключительно глубоководными являются лишь 25% видов, большей частью это эндемики глубоководных желобов — Курило-Камчатского, Японского, Бугенвильского в Тихом океане и Яванского желоба в Индийском океане. Около 30% видов ни разу не встретились глубже 1000 м, а около 10% живут на мелководье не глубже 300 м. Исключительно широким вертикальным распределением отличается Siboglinum caulleryi — форма, обычная в Охотском море, где она встречается даже на глубине около 20 м, но найденная также в пучине Курило-Камчатского желоба на глубине 8100 м.

Благоприятствующими условиями существования погонофор являются низкая температура (от −1,3 до +13 °С) и нормальная соленость воды. По-видимому, глубоководность погонофор обусловливается прежде всего тем, что в море наиболее холодная вода занимает более глубокие горизонты. С другой стороны, мелководные виды распространены в северных областях, где прибрежные воды подвержены сильному охлаждению. Таковы Siboglinum caulleryi в Охотском море, Nereilinum murmanicum в Баренцевом море, Galathealinum arcticum и Siboglinum hyperboreum в Северном Ледовитом океане.

Впрочем, огромные колонии гигантских погонофор Riftia pachyptila процветают близ термальных источников Галапагосского рифта в Тихом океане при температуре воды до 22 °С (на глубине 2450 м).

Погонофоры обычно встречаются на илистом грунте. Нередко на твердых и длинных трубках Polybrachia, Lamellisabella и некоторых других поселяются различные сидячие беспозвоночные: фораминиферы, губки, гидроидные полипы, актинии, многощетинковые черви, мшанки, асцидии и даже мелкие стебельчатые морские лилии. Расположение этих «обрастателей» показывает, что передняя часть трубки выдается над поверхностью дна, поднимаясь более или менее вертикально, тогда как ее задняя часть погружена глубоко в ил. Замечательно, что трубка открыта с обоих концов. Через переднее, более широкое отверстие выставляется наружу крона щупалец и передний конец тела, через заднее, очень узкое отверстие может высовываться только маленький сегментированный задний отдел тела, который, перистальтически сокращаясь, производит работу копательного органа. Трубка надстраивается

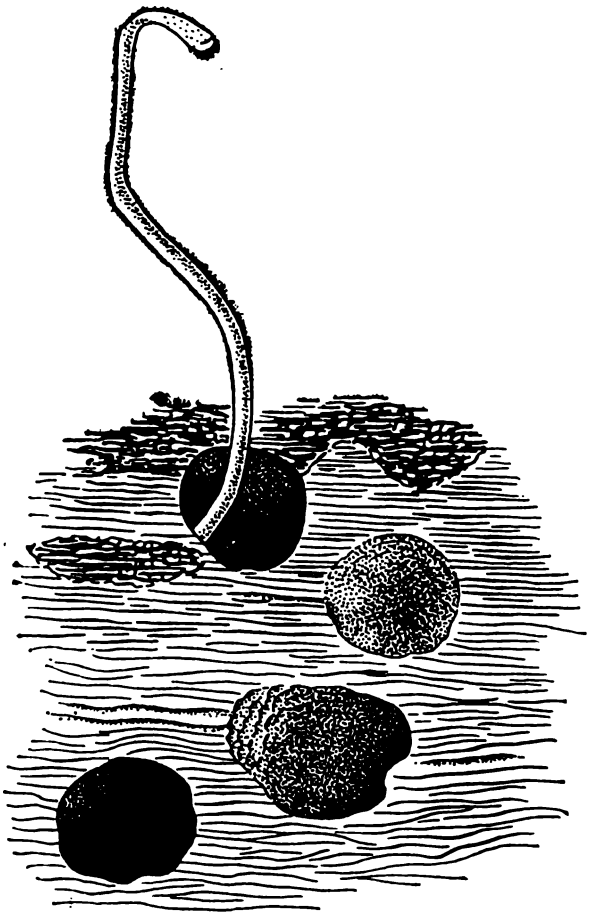
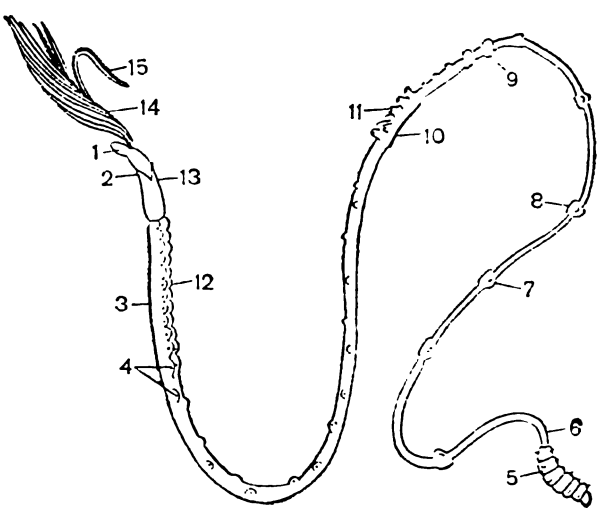


Рис. 153. Трубочка сверлящей погонофоры Sclerolinum, торчащая из кусочка дерева, поднятого тралом со дна Яванского желоба (по Иванову).

Рис. 154. Внешнее строение погонофоры из семейства Polybrachiidae:

1 — головная лопасть; *2* — уздечка; *3,10* — брюшные ресничные полоски; *4* — пластинки; *5* — задний отдел тела; *6* — задний конец третьего отдела тела; *7* — спинная папилла; *8* — железистый щиток; *9* — пояски; *11* — крупные папиллы; *12* — парные, метамерные папиллы; *13* — второй отдел тела; *14* — щупальца; *15* — пиннулы (по Саусварду).



сзади. В результате она все время удлиняется, все глубже и глубже погружаясь задним концом в грунт (рис. 152). Щетинки и сегментация заднего участка тела, таким образом, не что иное, как необходимые приспособления, облегчающие закапывание.

Известно, кроме того, что некоторые погонофоры пронизывают своими трубками плотный субстрат и даже очень твердые затонувшие куски древесины (рис. 153). Таков описанный Вебб о м Sclerolinum brattstromi и найденный в 1959 г. экспедицией на судне «Витязь» на дне Яванского желоба (около 6000 м) Sc. javanicum. Нет сомнений в способности этих животных сверлить каким-то образом очень прочное дерево, но остается совершенно загадочным, как это происходит.

Погонофоры не способны покидать свою трубку, так как не приспособлены к передвижению на открытом месте. Внутри трубки они, однако, могут быстро перемещаться, то высовывая наружу передний конец тела со щупальцами, то уходя глубоко в трубку. В этом отношении они напоминают некоторых живущих в трубках многощетинковых червей. По длине трубка превосходит в несколько раз животное. Для опоры на внутреннюю поверхность трубки служат хитиноидная уздечка, многочисленные прикрепительные сосочки, или папиллы, зубчатые щетинки поясков (см. ниже). Тело погонофор может сильно вытягиваться и сокращаться. При раздражении или при опасности высунувшееся наружу животное мгновенно исчезает в глубине трубки вследствие простого сокращения мощной продольной мускулатуры, а прочное закрепление задней части тела, безусловно, облегчает это «движение бегства».

Погонофоры, поднятые на палубу с большой глубины, не обнаруживают движений, но остаются некоторое время живыми, если их содержать в холодной воде. Английские зоологи супруги Саусвард содержали погонофор (из рода Siboglinum) в аквариуме при температуре +5° С. Однако животные не проявляли никакой активности в течение многих дней. Затем удалось установить, что Siboglinum, подобно многим морским животным, активен лишь в темноте и что красный свет не препятствует его активности.

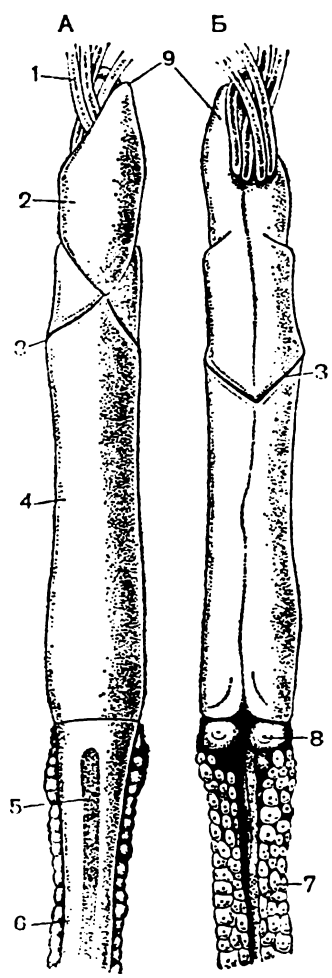


Рис. 155. Передний конец тела самца Oligobrachia dogieli:

А — с брюшной, *Б* — со спинной стороны; *1* — щупальца; *2* — первый отдел тела; *3* — уздечка; *4* — второй отдел тела; *5* — брюшная ресничная полоска; *6* — третий отдел тела — туловище; *7* — железы, просвечивающие сквозь стенку тела; *8* — мужское половое отверстие; *9* — головная лопасть (по Иванову).

Очень древнее происхождение погонофор не оставляет сомнений. Их ископаемые трубки, описанные под названием сабеллитид (Sabellitida), известны начиная с верхнего венда (позднего докембрия). Палеонтологи различают два семейства сабеллитид и целый ряд родов и видов (Б. С. Соколов, 1965). Синие кембрийские глины, на уровне которых проходят линии Ленинградского метро, особенно богаты трубками Sabellitides.

Погонофоры относятся к числу самых вытянутых животных. Их тело нитевидно или шнуровидно (рис. 154). Длина его обычно в 100—500 раз превышает ширину. Размеры тела варьируют очень широко. К числу миниатюрных форм относится, например, Siboglinum minutum из Берингова моря, тело которого длиной не более 5,5 см при ширине менее 0,1 мм. Таких мелких форм очень много, особенно в родах Siboglinum и Sclerolinum. К крупным погонофорам принадлежат Spirobrachia grandis, длиной не менее 25 см при диаметре туловища до 2.5 мм, и более тонкая Zenkevitchiana longissima, достигающая 30 см. Однако самой крупной формой является обитающая в восточной части Тихого океана близ Галапагосских термальных источников Riftia pachyptila. Некоторые экземпляры этого вида — длиной до 1,5 м и диаметром 3.5 см. Красные султаны их щупалец — длиной до 20 см, а белые трубки иногда превышают 3 м. Мелкие и среднего размера формы полупрозрачны, бесцветны или беловаты, сквозь стенку тела просвечивают наполненные красной кровью кровеносные сосуды, придающие щупальцам розовый или ярко-красный цвет. Крупные Spirobrachia grandis и Galathealinum arcticum окрашены довольно ярко, первая в кирпично-красный, вторая в розовато-коричневый цвет.

Внешний вид животных весьма своеобразен. Их червеобразное цилиндрическое тело состоит из четырех отделов (рис. 154). На самом коротком, первом отделе тела располагаются очень длинные щупальца и головная лопасть. Несколько более длинный второй отдел у части погонофор несет пару косых кутикулярных ребрышек, или килей, называемых уздечкой (рис. 155, 157); они служат для опоры передней части тела на край устья труб-

ки. Третий отдел — туловище — самый длинный; он значительно меняется от переднего конца к заднему. В нем различаются два главных участка — передний преаннулярный, простирающийся до особых поясков, состоящих из рядов зубчатых щетинок, и задний, лежащий позади поясков, — постаннулярный. Наконец, четвертый отдел тела представляет собой небольшой сегментированный участок, несущий парные палочковидные щетинки (рис. 158).

По-видимому, более примитивные формы имеют по 4—6 длинных щупалец, но у большинства число их в процессе эволюции увеличилось до нескольких сотен и даже тысяч. С другой стороны, у некоторых форм произошла редукция щупалец до одной пары (как у Nereilinum murmanicum) или до одного левого щупальца (как у видов Siboglinum). На щупальцах обычно расположены ряды очень нежных и тонких пиннул, или ворсинок.

У многих погонофор щупальца просто прилегают друг к другу, но у Lamellisabella и Spirobrachia они спаяны между собой. У первого рода, который имеет круговое расположение щупалец, при этом образуется полый щупальцевый цилиндр (рис. 156), а у второго формируется щупальцевая пластинка, свернутая спирально наподобие рулона бумаги (рис. 157). Щупальца, богато снабженные кровеносными сосудами, выполняют функцию дыхания и питания.

Очень характерными образованиями туловища являются прикрепительные сосочки, или папиллы. Это небольшие округлые или грушевидные подушечки, обычно снабженные маленькими хитиноидными пластинками. У более примитивных погонофор они слабо развиты, представлены неопределенно большим числом и беспорядочно рассеяны на поверхности туловища. У более развитых родов и видов передние папиллы принимают правильное расположение, а именно лежат на спинной стороне попарно и метамерно. Общее число папилл при этом сильно сокращается. В ряду высших форм количество передних метамерных папилл постепенно возрастает и, наконец, почти все папиллы туловища становятся метамерными.

Преаннулярная область туловища отличается наличием широкой ресничной полоски на брюшной стороне. Судя по связи с брюшным нервным стволом, это орган чувств (может быть, орган химического чувства).

В средней части туловища лежат 2 или 3 пояска очень мелких зубчатых щетинок, которые служат для прикрепления тела к внутренней поверхности трубки. Позади поясков находится длинный постаннулярный участок туловища, отличающийся развитием железистых папилл. Задний отдел тела несет метамерные щетинки, облегчающие животному копательные движения. Однако у при-

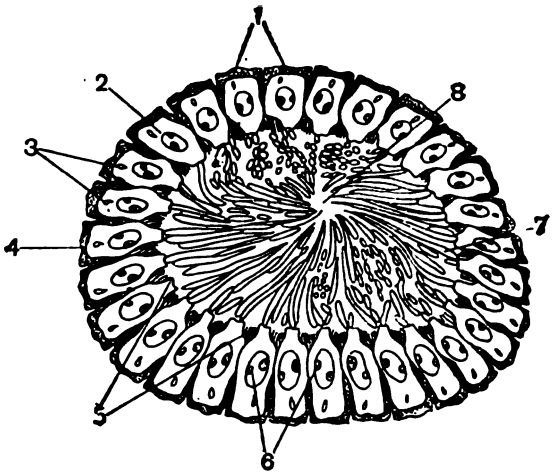
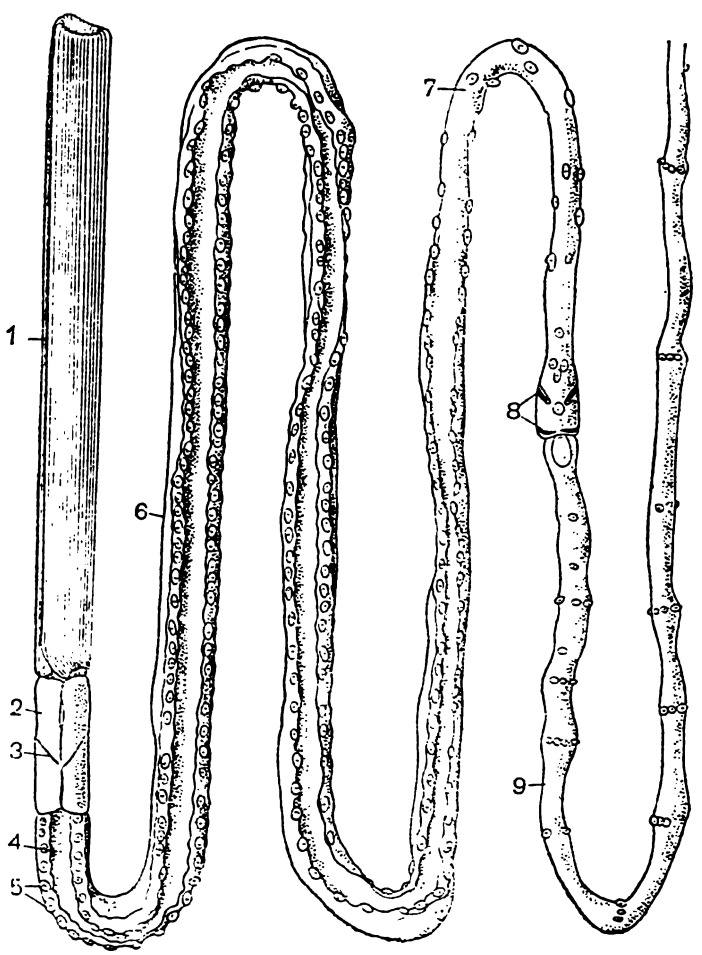


Рис. 156. Поперечный разрез кроны щупалец Lamellisabella zachsi:

1 — щупальца; *2*, *6* — кровеносные сосуды; *3* — нервы; *4* — кутикула; *5* — ресничные бороздки; *7* — пиннулы; *8* — межщупальцевое пространство (по Иванову).

Рис. 157. Погонофора Spirobrachia beklemischevi, извлеченная из трубки:

1 — щупальцевая крона, состоящая из множества щупалец, спаянных вдоль в виде спирально свернутой щупальцевой пластинки; *2* — передний отдел тела; *3* — уздечка; *4* — спинной желобок; *5* — прикрепительные папиллы с хитиноидными пластинками; *6* — метамерная часть туловища; *7* — неметамерная часть туловища; *8* — пояски зубчатых щетинок; *9* — участок туловища позади поясков с метамерными рядами папилл (по Иванову). Вид со спинной стороны. Задний конец туловища оборван.



митивного Sclerolinum мельчайшие щетинки здесь расположены беспорядочно.

Покровы погонофор состоят из однослойного эпителия, богатого одноклеточными железами и почти сплошь покрытого кутикулой. Под кожным эпителием лежит слой кольцевых мускульных волокон, за которым располагается мощный продольный мускульный слой. Имеются многочисленные многоклеточные железы, открывающиеся протоками на поверхность тела; они выделяют вещество трубки.

Хорошо развитая полость тела имеет собственные стенки и, следовательно, представляет вторичную полость тела, или целом.

У основания щупалец спереди лежит непарный (рис. 159) мешковидный или подковообразный целомический мешок. Как показали эмбриологические исследования, это левый целом первого отдела тела; он связан с целомическими каналами щупалец и поддерживает в них давление полостной жидкости. В этот мешок целома открываются внутренние концы пары выделительных каналов. В остальных отделах тела есть свои парные целомические мешки.

Нервная система крайне примитивна и целиком залегает в толще кожного эпителия. Она представлена почти сплошным нервным сплетением, клетки и волокна которого образуют сгущения на брюшной стороне тела — мозг в области первого отдела тела и продольный нервный ствол, проходящий вдоль всего тела. От мозга отходят нервы щупалец.

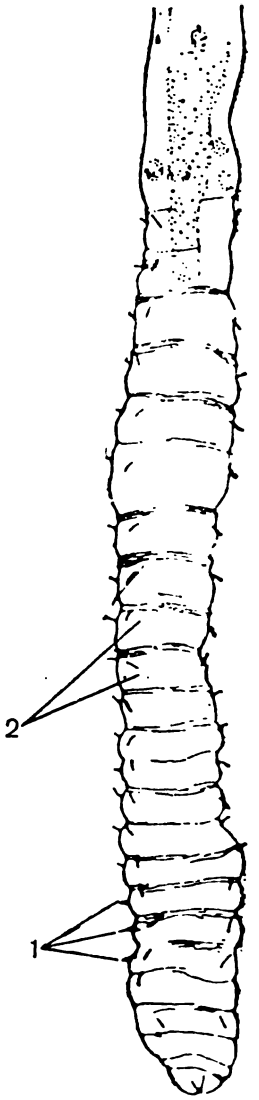


Рис. 158. Задний щетинконосный отдел тела Siboglinum caullery:
1 — щетинки; *2* — «сегменты» (по И в а н о в у).

Кровеносная система состоит из продольного спинного сосуда, по которому кровь течет вперед, и брюшного сосуда, несущего кровь назад (рис. 159). Спинной сосуд у основания щупалец снабжен мускулистым сердцем, сокращения которого проталкивают кровь в приносящие сосуды щупалец. У представителей отряда Athecanephria к сердцу с брюшной стороны прилегает мешковидный участок целома — околосердечная сумка, или перикард, представляющий собой сместившийся правый целом переднего отдела тела. В брюшной сосуд кровь поступает из выносящих сосудов щупалец. В задней части туловища оба продольных сосуда соединены многочисленными поперечными ветвями. Кровь погонофор имеет красный цвет и содержит гемоглобин.

Органами выделения служат целомодукты первого отдела тела. Это длинные ресничные каналы, связывающие передний целом с внешней средой. Их наружные отверстия лежат на спинной стороне тела.

Погонофоры раздельнополы. Самцы и самки не различаются по внешнему виду. У самцов сперматозоиды развиваются в паре очень длинных семенных мешков, лежащих в задней части туловища. От семенных мешков отходит пара семяпроводов, тянущихся вперед до передней границы туловища, где они открываются наружу на спинной стороне тела. В них формируются многочисленные уплощенные или веретеновидные перепончатые сперматофоры с очень длинной нитью. У самок пара яичников занимает переднюю часть туловища. Зрелые яйца сначала попадают в полость тела через разрыв стенки яичников, потом выводятся наружу по яйцеводам.

Самка откладывает яйца в переднюю часть собственной трубки, в которой и протекает все эмбриональное развитие.

На первый взгляд дробление яйца происходит так же, как у кольчатых червей и моллюсков, т. е. по спиральному типу. Однако вся мезодерма образуется у погонофор за счет передней части зародыша (квадранта B), а не задней его части (квадранта D, как у аннелид). Кроме того, у погонофор целом образуется из карманообразных выпячиваний первичной кишки, лежащих спереди (т. е. энтероцельно, как у вторичноротых животных), тогда как у кольчатых червей — посредством размножения двух первичных мезодермальных клеток, расположенных сзади (т. е. телобластическим путем). Общий ход эмбриогенеза у погонофор, следовательно, не имеет почти ничего общего с таковым кольчатых червей.

Из яйца развивается личинка с двумя ресничными поясками, обладающая кишечником (рис. 160). Тело ее вскоре делится на четыре отдела. Соответственно делится и целом. На заднем отделе появляются метамерные щетинки. Затем личинка покидает трубку матери, выделяет собственную трубку и начинает закапываться в грунт, сначала передним концом, а затем с помощью заднего отдела. В это время кишка личинки, вначале богатая питательным желтком, рассасывается, и животное переходит к новому типу питания.

Как уже говорилось, во взрослом состоянии погонофоры полностью лишены пищеварительной системы. Вопрос о том, как они питаются, долго вызывал споры. Было высказано несколько различных гипотез. Сперва предположили, что щупальца служат для извлечения из воды путем фильтрации частиц детрита и бактерий, которые могли бы затем перевариваться в межщупальцевом пространстве (наружное пищеварение) и всасываться щупальцами. По другой гипотезе, питание совершается целиком путем всасывания поверхностью тела растворенных в воде органических веществ. Действительно, известно, что многие морские животные — моллюски, кольчатые черви, иглокожие, оболочники и др.— в какой-то мере способны всасывать из морской воды аминокислоты, например глицин. Однако реальный ответ на поставленный вопрос оказался удивительным и совсем неожиданным. Он был получен при изучении обмена веществ гигантских погонофор *рифтий* (Riftia pachyptila) и других представителей красочной фауны, обитающей близ подводных термальных источников, где теплая вода чрезвычайно богата соединениями серы.

Стенка туловищного целома у погонофор образует особую губчатую ткань, богатую запасными питательными веществами и пронизанную кровеносными сосудами. Она была названа трофосомой. Физиологи обнаружили, что у Riftia этот орган содержит многие энзимы, участвующие в метаболизме серы и необходимые для обмена веществ аутотрофных организмов. Оказалось также, что трофосома Riftia переполнена аутотрофными бактериями, окисляющими серу сероводорода. Освобождающаяся при этом энергия используется в процессе хемосинтеза богатых энергией органических веществ из неорганических, протекающего при участии бактерий в трофосоме. Бактерии, таким образом, обеспечивают своего хозяина постоянным притоком питательных веществ. Следовательно, Riftia, находящаяся в симбиотических отношениях с сероокисляющими бактериями, в отличие от большинства организмов, населяющих Землю, существует не благодаря фотосинтезу, а за счет хемосинтеза. Исследования мелких погонофор (Siboglinum, Oligobrachia и др.), обитающих в «нормальных» условиях морского дна, показали, что и у них в трофосоме имеются симбиотические сероокисляющие бактерии и что значительную долю питательных веществ они получают за счет хемосинтеза, но могут также всасывать растворенные в морской воде органические вещества (например, аминокислоты) через щупальца и поверхность тела.

Хитиновые трубки погонофор имеют почти цилиндрическую форму, длина их колеблется от нескольких миллиметров (у Sclerolinum) до 3 м (у Riftia). У одних форм трубка нежна и эластична и обладает характерной кольчатостью, у других имеет беловатые пергаментообразные стенки, у третьих отличается прочностью и твердостью. Детали строения трубки используются как хорошие видовые признаки (рис. 161).

Мнения о систематическом положении Pogonophora расходятся. Многие ученые западных стран сближают погонофор с кольчатыми червями, основываясь главным образом на спиральном дроблении у тех и других и на наличии метамерных щетинок и сегментации, хотя последняя и ограничена у погонофор задним отделом тела. При этом Annelida и Pogonophora рассматриваются обычно

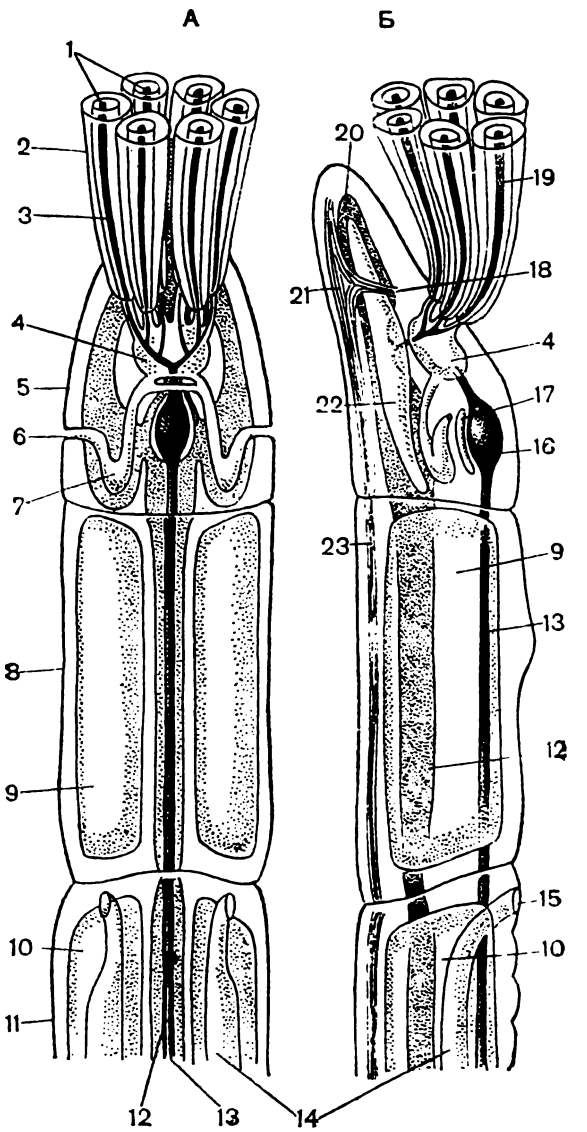


Рис. 159. Схема строения переднего конца тела погонофор: *А* — вид со спинной стороны; *Б* — вид с левой стороны; *1* — целомические каналы щупалец; *2* — щупальца; *3* — приносящий сосуд щупальца; *4* — целом первого отдела тела; *5* — первый отдел; *6* — наружное выделительное отверстие; *7* — целомодукт первого отдела; *8* — второй отдел тела; *9* — целом второго отдела; *10* — целом третьего отдела; *11* — третий отдел тела; *12* — брюшной кровеносный сосуд; *13* — спинной кровеносный сосуд; *14* — семяпровод; *15* — мужское половое отверстие; *16* — сердце; *17* — перикард; *18* — основание щупальцевых нервов; *19* — выносящий сосуд щупальца; *20* — головной сосуд; *21* — мозг; *22* — боковой головной сосуд; *23* — нервный ствол (по Иванову).

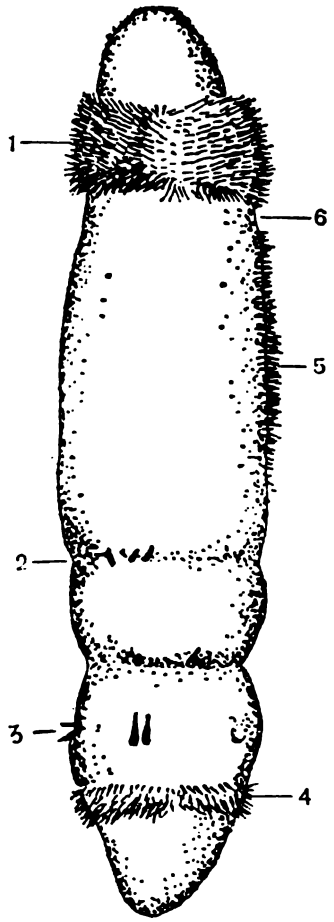


Рис. 160. Личинка Siboglinum fiordicum:
1 — передний ресничный поясок; *2* — кольцевая бороздка между вторым и третьим отделами тела, в ней видны зубчатые пластинки; *3* — щетинки; *4* — задний ресничный поясок; *5* — брюшная ресничная полоска; *6* — передний отдел тела (по Веббу).

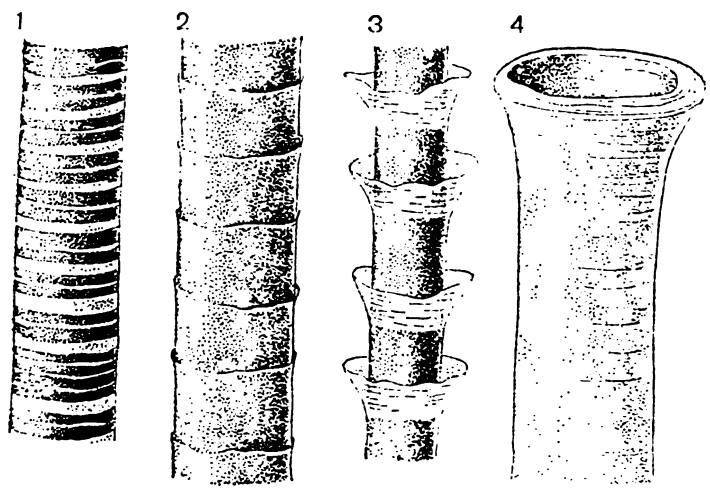
как сестринские типы. Однако погонофоры имеют значительные отличия от всех иных эволюционных стволов целомических животных (Coelomata). Свойственная им форма спирального дробления не встречается в других группах животного царства, а тем более ее сочетание с энтероцельным способом образования целома. Последний совершенно чужд аннелидам, но характерен для Deuterostomia и Chaethognatha. Вместо сегментации, т. е. разделения тела на сегменты (от переднего конца к заднему, как это характерно для аннелид), у погонофор имеет место регионация, иначе говоря, разделение тела на отделы (начиная с заднего, подобно тому, как это происходит у вторичноротых, щупальцевых и щетинкочелюстных). Наличие щетинок — признак, общий не только с аннелидами, но также с плеченогими и щетинкочелюстными. Способность к развитию этих сходных, но не гомологичных образований в столь различных группах животных говорит об их отдаленном родстве.

Особого пояснения требует вопрос о природе сегментации заднего отдела тела у погонофор. Как сказано выше, он является копательным органом, совершающим почти непрерывно перистальтические движения. Было, однако, показано, что необходимым структурно-физиологическим условием для этой работы является развитие расчлененного «гидроскелета» в виде сегментированного целома. Таким образом, «сегменты» на заднем конце туловища погонофор не являются гомологами сегментов аннелид. Очевидно, полимерная сегментация независимо возникала среди Coelomata трехкратно: у аннелид, погонофор и хордовых.

По мнению автора этого раздела, погонофоры составляют особый надтип, входящий в состав подотдела Coelomata наравне с четырьмя другими надтипами: Trochozoa, Tentaculata, Chaetognatha и Deuterostomia.

Тип погонофор в настоящее время делят на два класса: *френуляты*, или *уздечковые* (Frenulata), и *афренуляты*, или *безуздечковые* (Afrenulata), которым некоторые авторы придают ранг подтипа. Однако Afrenulata изучены еще недостаточно, многое в их организации остается неясным, ничего еще не известно об их эмбриональном развитии.

Рис. 161. Трубки погонофор:
1 — Siboglinum fedotovi; *2* — Lamellisabella johanssoni; *3* — Polybrachia annulata; *4* — устье трубки Spirobrachia beklemischevi (по Иванову).



КЛАСС ФРЕНУЛЯТЫ, ИЛИ УЗДЕЧКОВЫЕ (FRENULATA)

К этому классу относится большинство современных погонофор и, вероятно, все ископаемые. На переднем конце расположены простые или перистые (с одноклеточными пиннулами) щупальца и кутикулярная уздечка (frenulum).

В семяпроводах самцов формируются сперматофоры.

Имеются зубчатые щетинки в поясках. На заднем отделе находятся метамерные простые или диффузные зубчатые щетинки.

В этом классе 2 отряда: *атеканефрии* (Athecanephria) и *теканефрии* (Thecanephria).

ОТРЯД АТЕКАНЕФРИИ (ATHECANEPHRIA)

Передний целом мешкообразный, целомодукты широко раздвинуты, имеется перикард.

Сюда относятся 3 более примитивных семейства, представители которых частично лишены метамерных туловищных папилл. Виды рода *склеролинумов* (Sclerolinum), входящие в семейство *склеролинид* (Sclerolinidae), ведут сверлящий образ жизни в затонувших кусках дерева.

К сожалению, эти, вероятно, очень примитивные формы еще слабо изучены. Первый представитель рода (Sc. sibogae) был описан по материалам, собранным еще голландской экспедицией на судне «Зибога» в морях Малайского архипелага. Лучше известен Sc. brattstromi из фиорда Хардангер в Норвегии. Интересный материал по новому виду Sclerolinum собран «Витязем» в Яванском желобе. Известно еще несколько видов. Sclerolinum отличается не только экологией, но и некоторыми особенностями строения. Имеются лишь два щупальца без пиннул, туловищные папиллы отсутствуют, так же как пояски зубчатых щетинок. На заднем отделе тела имеются беспорядочно рассеянные щетинки. Все эти признаки следует считать первичными. Вместо обычных уздечек — ряды хитиноидных бляшек (как у некоторых Afrenulata).

Семейство *олигобрахиид* (Oligobrachiidae) объединяет три рода, два из них отличаются отсутствием метамерных туловищных папилл, которые в передней части туловища беспорядочно сближены по обе стороны спинного желобка. Nereilinum murmanicum с двумя щупальцами, лишенными пиннул, обычен в Баренцевом море и встречается в северной части Атлантического океана. Oligobrachia имеет 4—9 щупалец, снабженных пиннулами, и интересна своим амфибореальным распространением: один вид — O. dogieli — обитает в Охотском море и Тихом океане у берегов Камчатки, другой — O. mashikoi — в Японском море, третий — O. ivanovi — в восточной части Атлантического океана. Birsteinia vitjasi с 12 щупальцами и с хорошо развитой метамерией туловищных папилл известна из Берингова моря.

Семейство *зибоглинид* (Siboglinidae) объединяет многочисленные мелкие формы с двумя или с одним левым щупальцем и с гибкой кольчатой трубкой. Более примитивным родом является двущупальцевый Siboglinoides с особыми видами в Индийском океане и в Карибском море. Однощупальцевый Siboglinum объединяет более 70 видов, это самый обширный и наиболее широко распространенный род. В мелководной западной части Охотского моря обширные пространства илистого дна на глубине 130—150 м заняты густыми поселениями Siboglinum caulleryi. Интересно отметить, что этот же вид был найден и в Курило-Камчатском желобе на глубине более 8000 м.

ОТРЯД ТЕКАНЕФРИИ (THECANEPHRIA)

Передний целом подковообразный или одно его колено закручено штопорообразно в связи с развитием лофофора. Целомодукты сближены медиально. Перикард отсутствует.

Из трех семейств, принадлежащих к этому отряду, самыми примитивными являются *полибрахииды* (Polybrachiidae). Они характеризуются хорошо отграниченным первым отделом тела, не связанными друг с другом щупальцами и пленчатым передним участком трубки. Другие два семейства отличаются слиянием первых двух отделов тела и соединением щупалец, образующих более или менее сложный щупальцевый аппарат, а также имеют воронковидное устье трубки.

Семейство полибрахиид объединяет много родов. Из них Diplobrachia — наиболее примитивный род — имеет от двух до четырех щупалец. Четыре вида Diplobrachia обитают в Японском глубоководном желобе, в центральной части Индийского океана, в Аравийском море и в Атлантическом океане. Zenkevitchiana (названная в честь крупнейшего советского океанолога академика Л. А. Зенкевича) представлена одним видом Z. longissima — очень характерным обитателем больших глубин (до 10 000 м) Курило-Камчатского желоба. Беловатые трубки Z. longissima, достигающие длины 1,5 м, при удачном траленин массами заполняют мешок трала. Polybrachia объединяет несколько видов, из них P. annulata — очень обычная форма в юго-западной части Берингова моря (на глубинах от 1400 до 5000 м). Galathealinum — очень крупные формы с большим (до 268) числом щупалец. Первый вид этого рода — G. bruuni был добыт датской зоологической глубоководной экспедицией на судне «Галатея» в море Сулавеси на глубине более 5000 м. Второй вид — G. brachiosum, обнаруженный экспедицией «Витязя» у берегов Канады и США в Тихом океане, по-видимому, является одной из обычных глубоководных форм в этом районе. Наконец, G. arcticum найден у берегов Канады, где обитает на глубине 36 м. Эта самая крупная из известных Frenulata достигает, по-видимому, длины не менее 1 м.

Семейство *ламеллисабеллид* (Lamellisabellidae) включает два рода: Lamellisabella и Siphonobrachia. Представители семейства отличаются полой цилиндрической щупальцевой кроной, состоящей из спаянных щупалец. Характерный представитель — Lamellisabella zachsi, имеющий 30—32 щупалец, был описан П. В. Ушаковым в 1933 г. В 1937 г. именно для этого вида К. Э. Иоганссон установил класс Pogonophora. L. zachsi обитает в двух, по-видимому, изолированных областях — в глубоководной части Охотского моря и в юго-западной части Берингова моря. Другими видами этого рода являются: L. johanssoni с 18

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 33—40

Таблица 33. Представители класса голотурий:

1 — морской огурец вытянутый (Trachythyone elongata);
2 — колохирус четырехугольный (Colochirus quadrangularis);
3 — псолус таинственный (Psolus phantapus);
4 — Rhopalodinopsis capensis;
5 — Pelagothuria natatrix;
6 — Psychropotes kerhervei;
7 — паникия Мосли (Pannychia moseleyi);
8 — Peniagone lugubris;
9 — онейрофанта Oneirophanta alternata;
10 — мольпадия мускулистая (Molpadia musculus);
11 — Synaptula hydriformis.

Таблица 34. Голотурии морей Дальнего Востока:

1 — кукумария, морской огурец японский (Cucumaria japonica);
2 — кукумария-«обманщица» (C. fraudatrix);
3 — трепанг дальневосточный (Stichopus japonicus) (альбинос);
4 — трепанг дальневосточный обычной окраски.

Таблица 35. Гигантские голотурии тропических морей:

1 — голотурия из отряда щитовиднощупальцевых (Aspidochirota) из Индийского океана;
2 — голотурия из отряда древовиднощупальцевых (Dendrochirota) (Индийский океан);
3 — голотурия из отряда щитовиднощупальцевых (Aspidochirota) с Большого Барьерного рифа (Австралия) в руках исследователя.

Таблица 36. Морские ежи и офиуры:

1 — скопление правильных морских ежей стронгилоцентротусов (Strongylocentrotus) на дне Берингова моря;
2 — стронгилоцентротус промежуточный (Strongylocentrotus intermedius) (видны амбулакральные ножки);
3 — на переднем плане — стронгилоцентротусы промежуточные (S. intermedius); на заднем плане — стронгилоцентротус невооруженный (S. nudus); вверху — морская звезда патирия гребешковая (Patiria pectinifera);
4 — змеехвостка колючая (Ophiopholis aculeata).

Таблица 37. Иглокожие северной части Тихого океана.

Голотурии:
9 — чешуйчатая голотурия Psolus chitonoides;
12 — трепанг дальневосточный (Stichopus japonicus).
Морские ежи:
2 — стронгилоцентротус невооруженный (Strongylocentrotus nudus);
7 — стронгилоцентротус пурпурный (S. purpuratus);
11 — Brisaster townsendi.
Морские звезды:
1 — пикноподия Pycnopodia helianthoides;
3 — кроссастер (Crossaster papposus);
4 — Distolasterias nipon;
5 — эвастерия сетчатая (Evasterias retifera);
6 — патирия гребешковая (Patiria pectinifera);
13 — астрометис Astrometis sertulifera.
Офиуры:
8 — Amphiodia rossica;
10 — офиаканта двузубая (Ophiacantha bidentata);
14 — Amphiophiura ponderosa.

Таблица 38. Морские звезды Белого моря и других северных морей:

1 — астериас красный (Asterias rubens);
2 — луч морской звезды астериас (хорошо видны амбулакральные ножки);
3 — кроссастер (Crossaster papposus);
4 — уразтериас Urasterias linckii;
5 — солястер Solaster endeca.

Таблица 39. Морские звезды морей Дальнего Востока (1, 2 — из Японского моря; 3—5 — из Берингова моря):

1 — патирия гребешковая (Patiria pectinifera);
2 — эвастерия сетчатая (Evasterias retifera);
3 — кроссастер (Crossaster papposus);
4 — солястер тихоокеанский (Solaster pacificus);
5 — птерастер (Pteraster).

Таблица 40. Морские звезды коралловых рифов:

1 — фромия (Fromia) и морская лилия;
2 — кулцита новогвинейская (Culcita novaeguineae);
3 — терновый венец, или акантастер (Acanthaster planci) (в центре);
4 — линкия (Linckia laevigata).

Таблица 33. Представители класса голотурий

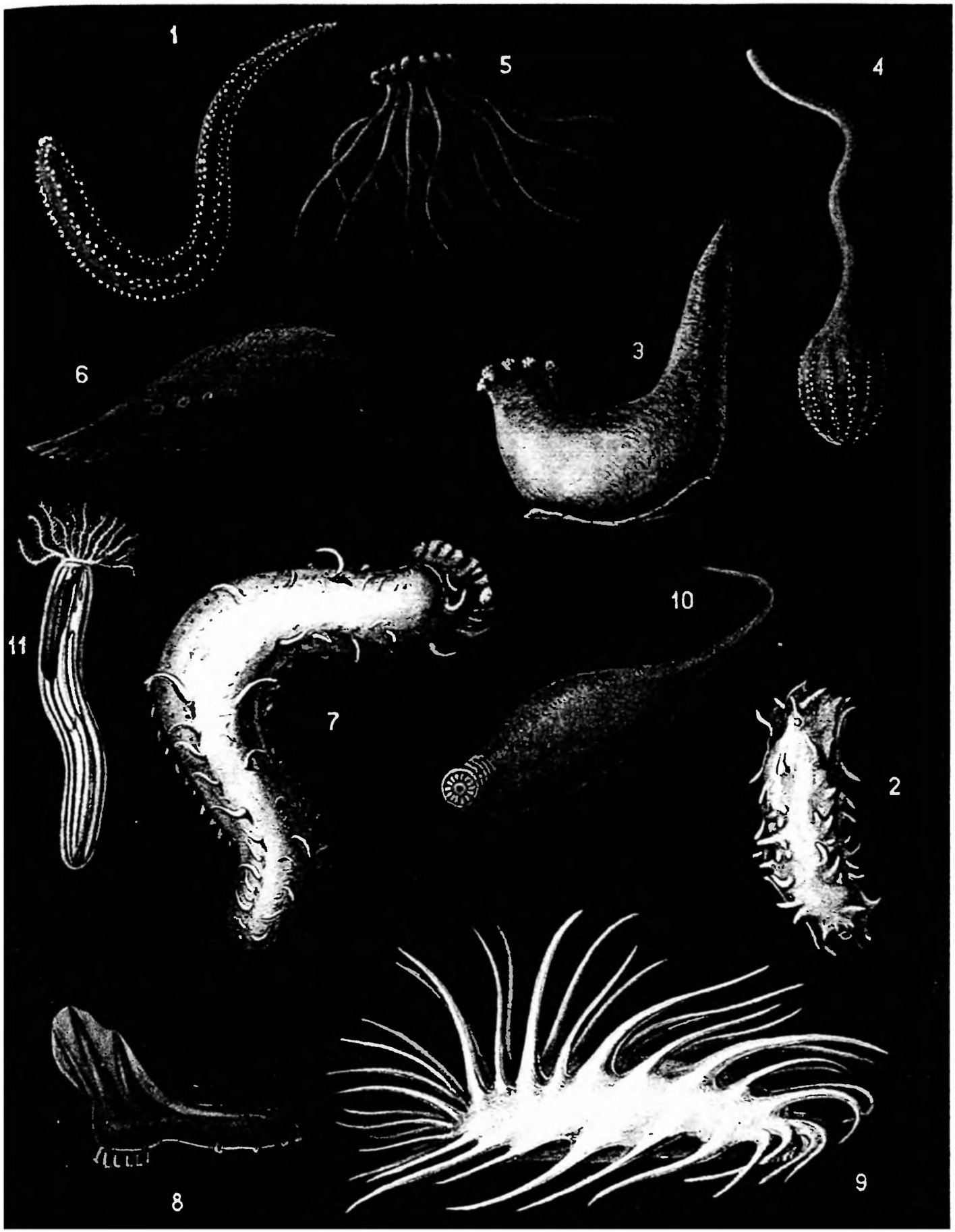
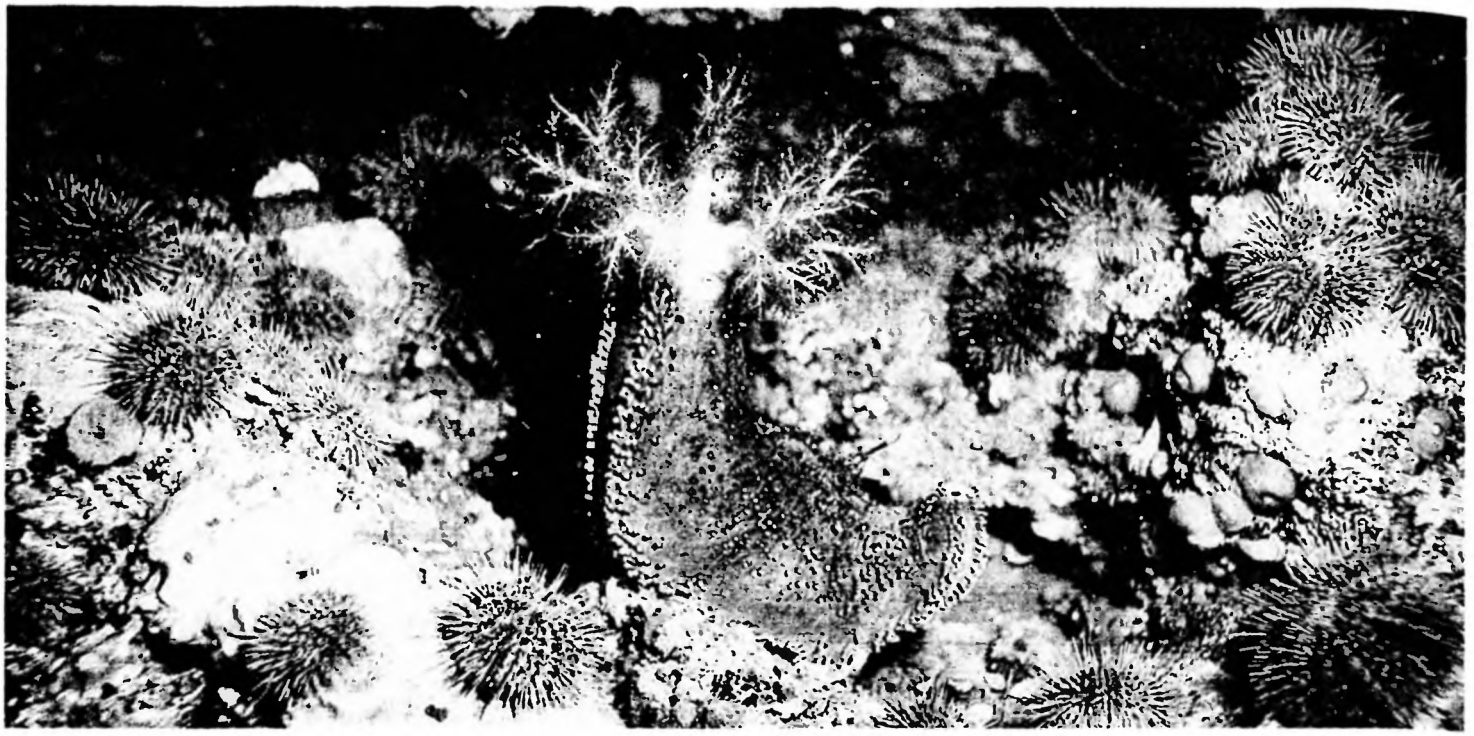


Таблица 34. Голотурии морей Дальнего Востока



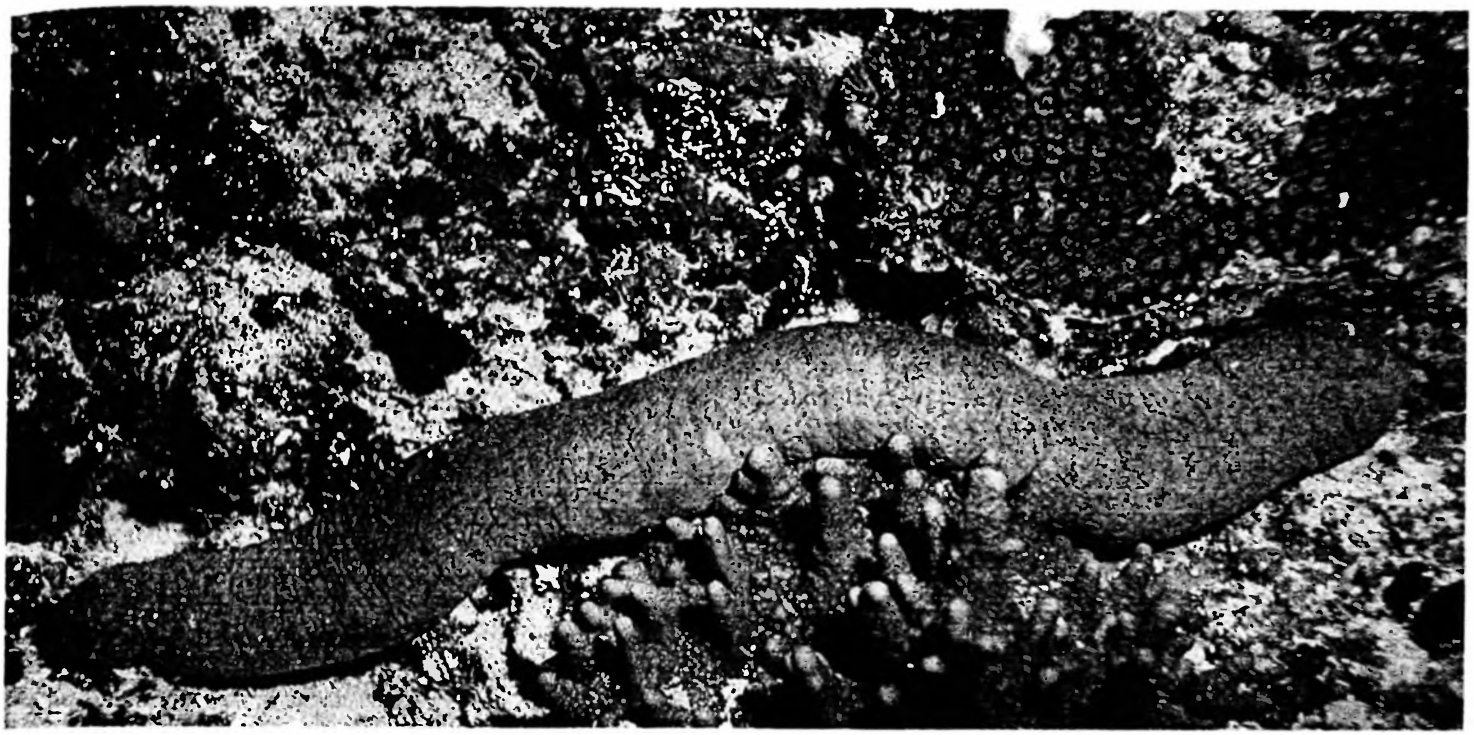
1

2

3

4

Таблица 35. Гигантские голотурии тропических морей

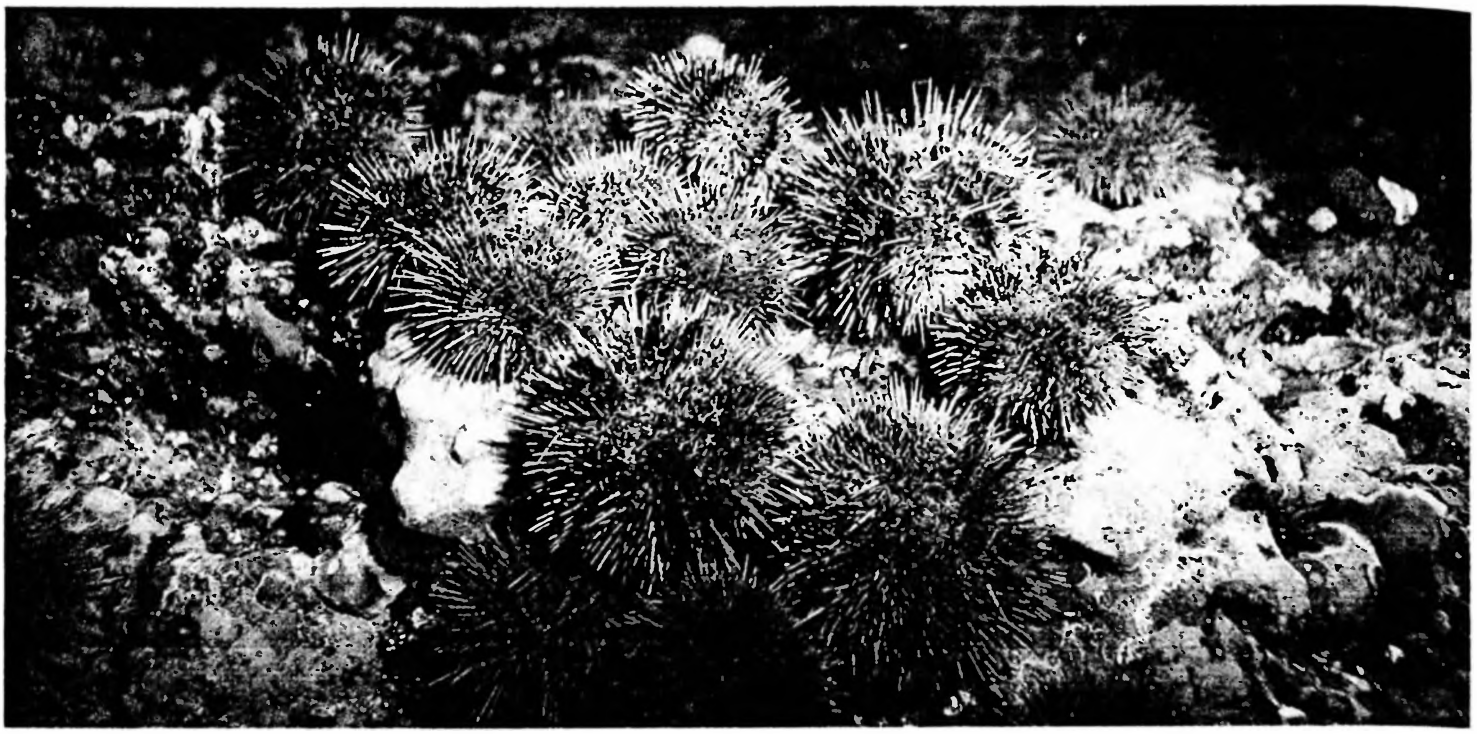


1

2

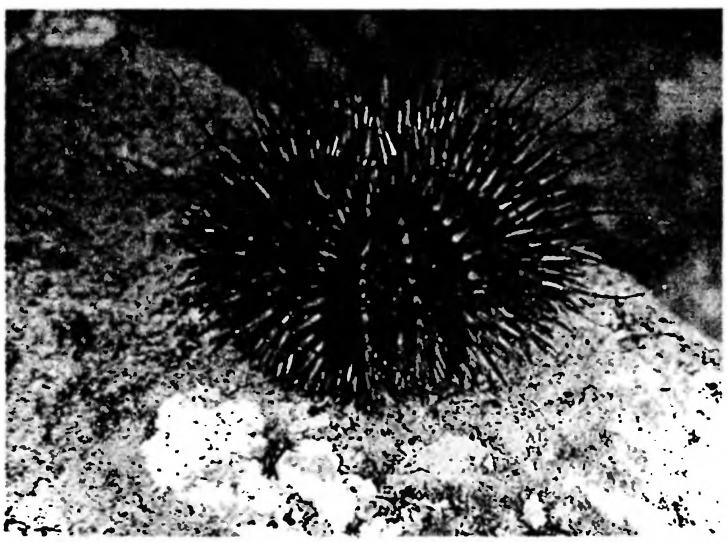
3

Таблица 36. Морские ежи и офиуры

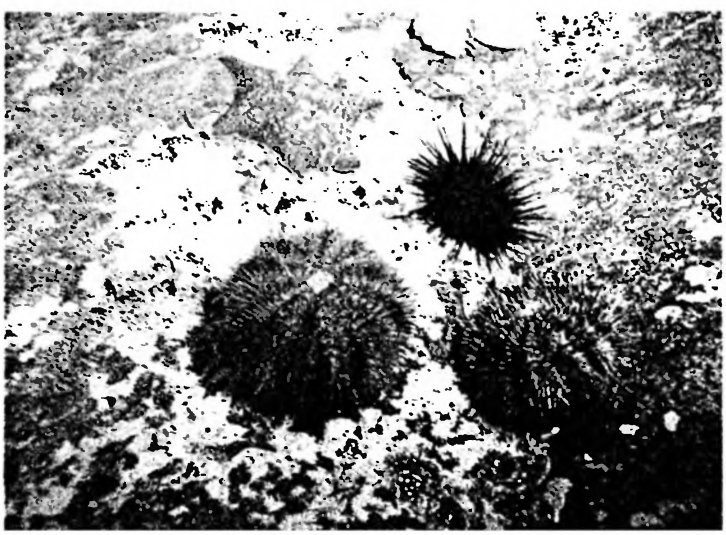


1

2



3



4

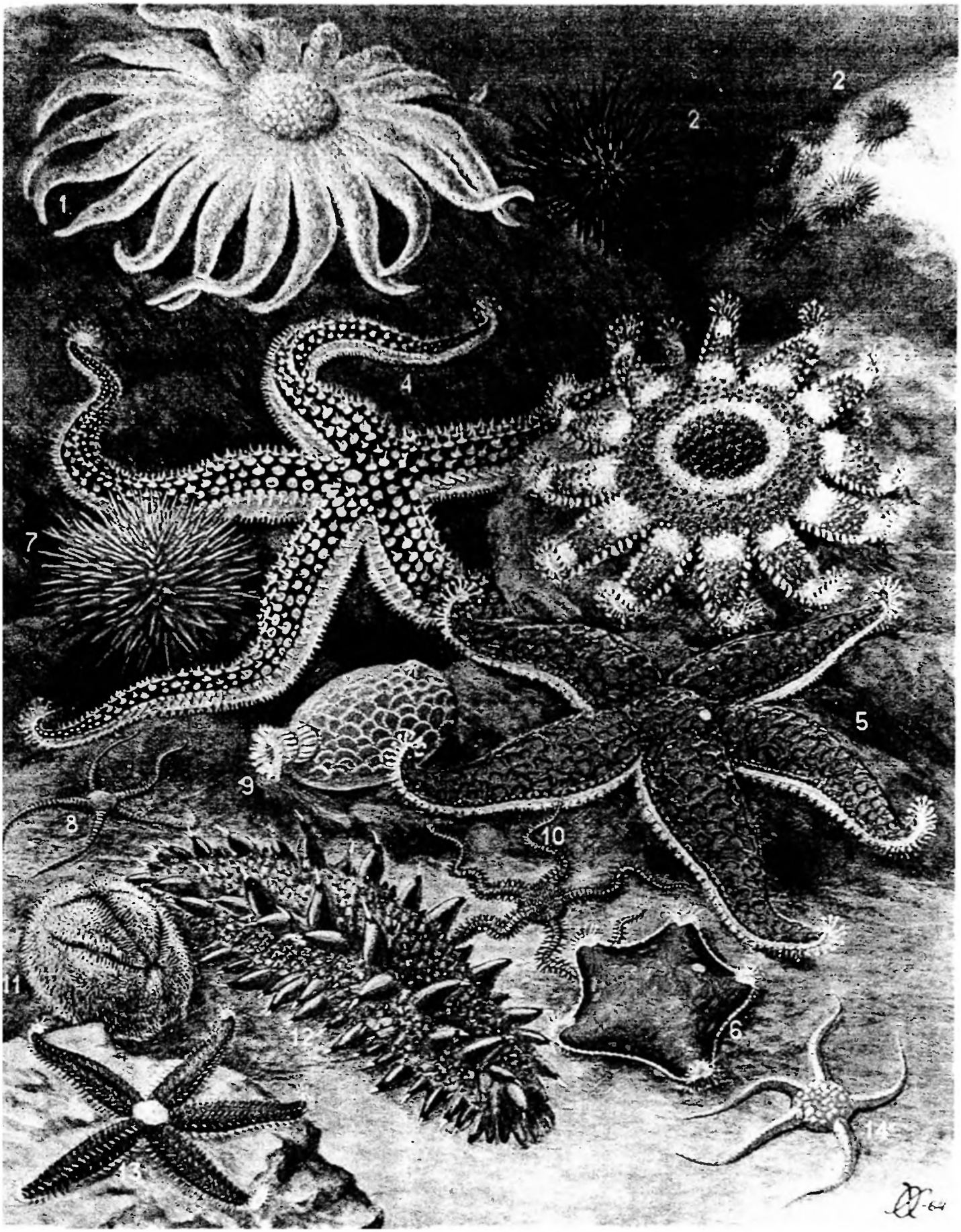
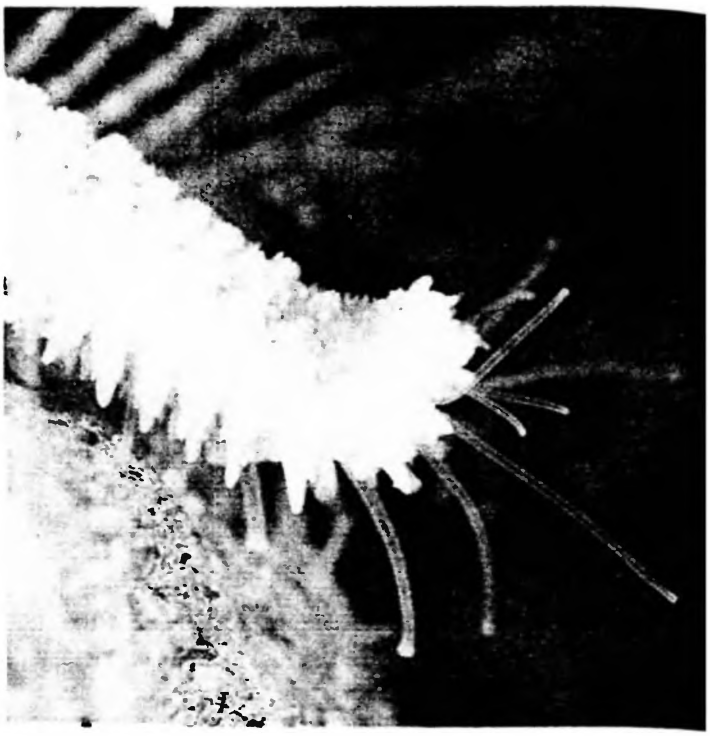
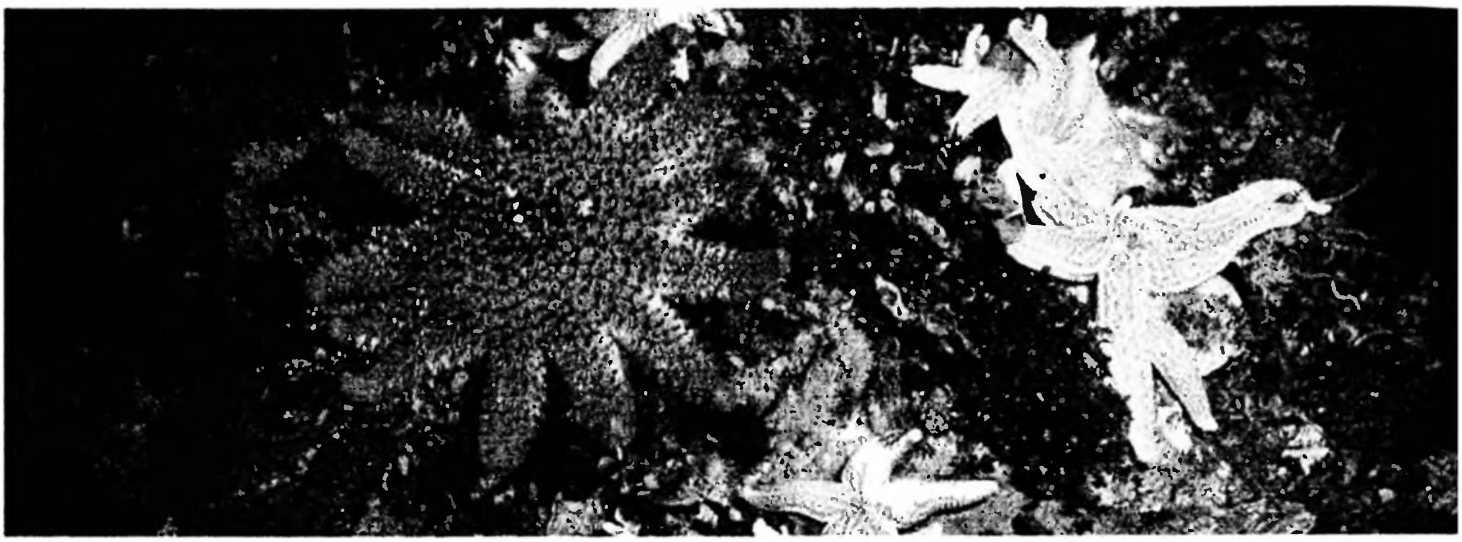

1
2
2
4
3
7
5
9
8
10
11
6

Таблица 38. Морские звезды Белого моря и других северных морей

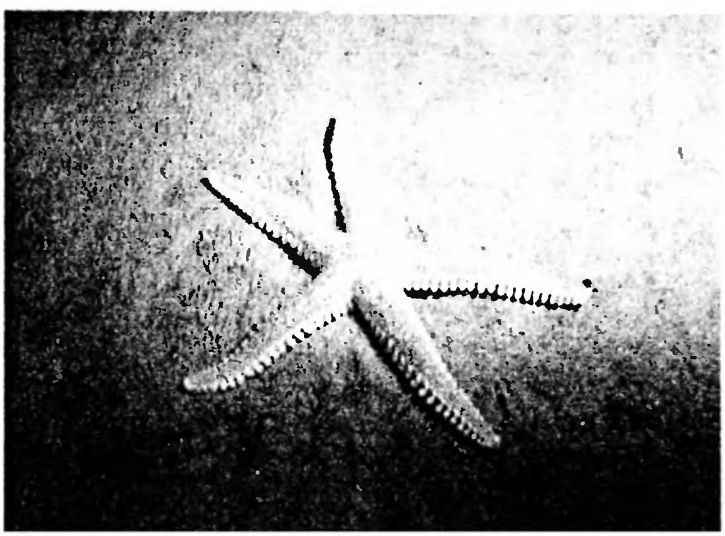


1



3

4



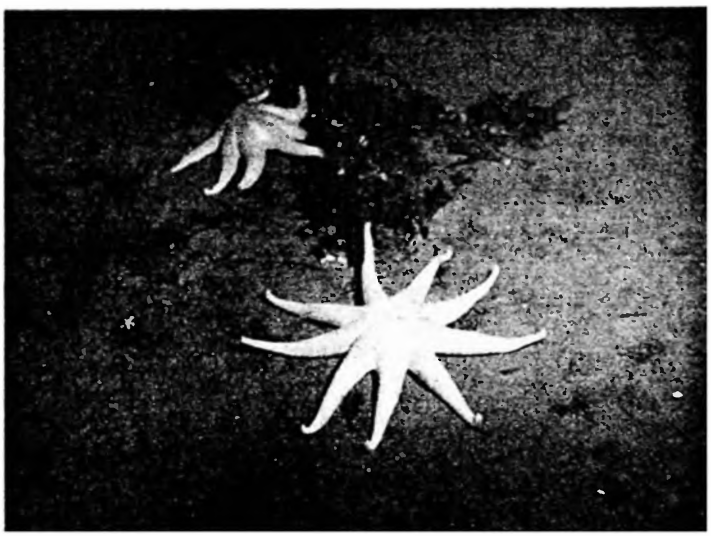
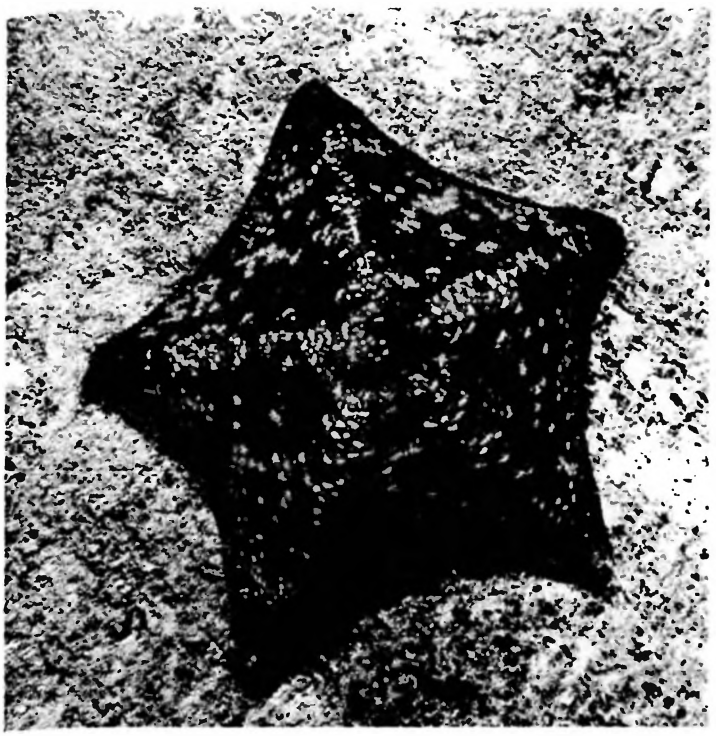
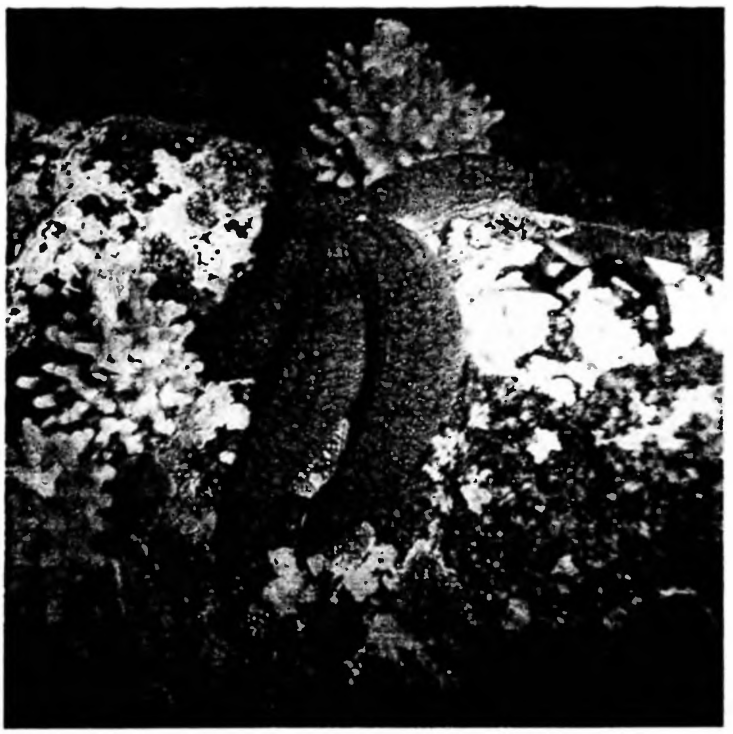


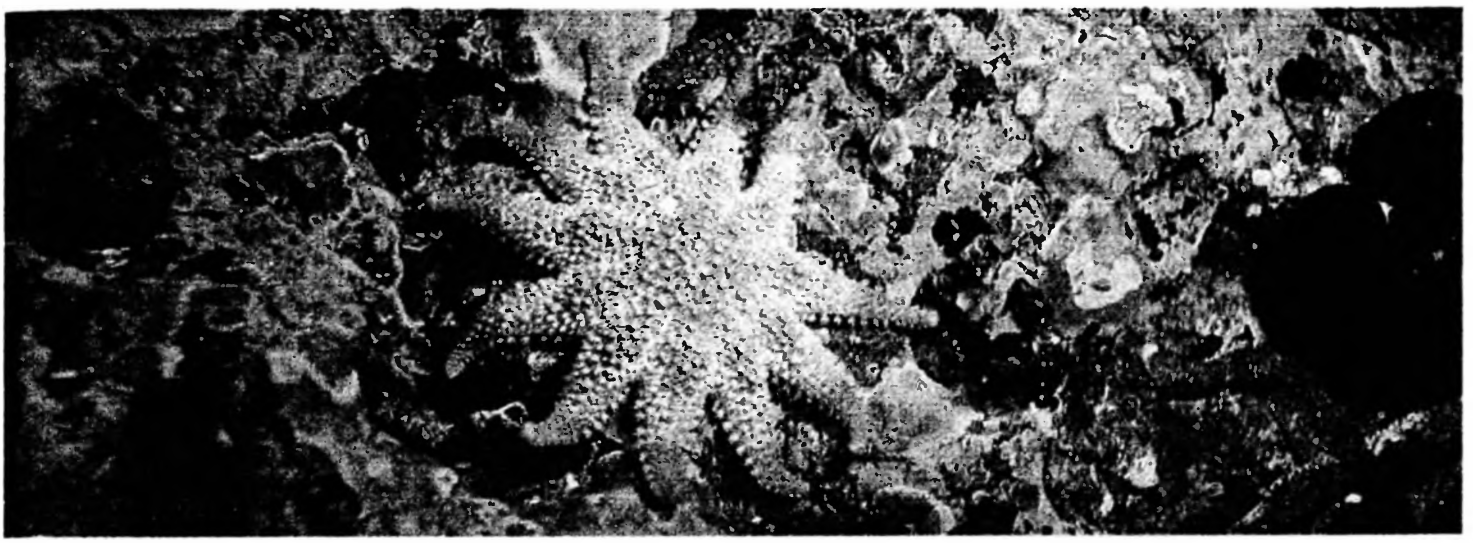
Таблица 39. Морские звезды морей Дальнего Востока



1



2

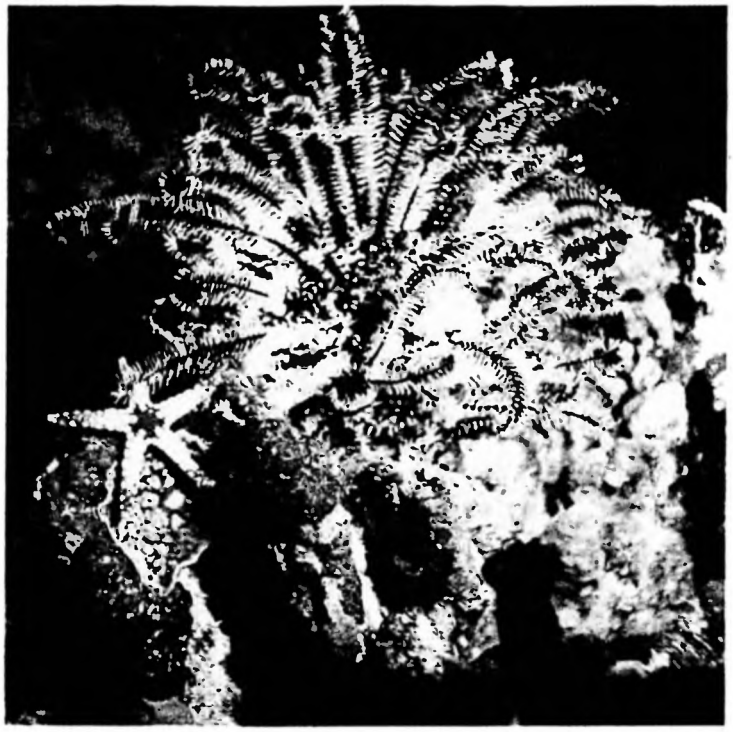


3

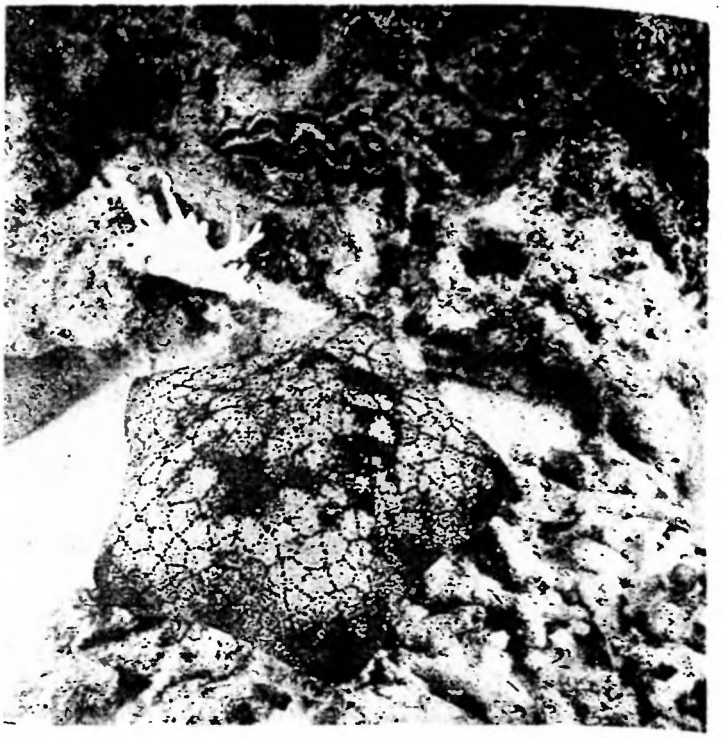
4

5

Таблица 40. Морские звезды коралловых рифов

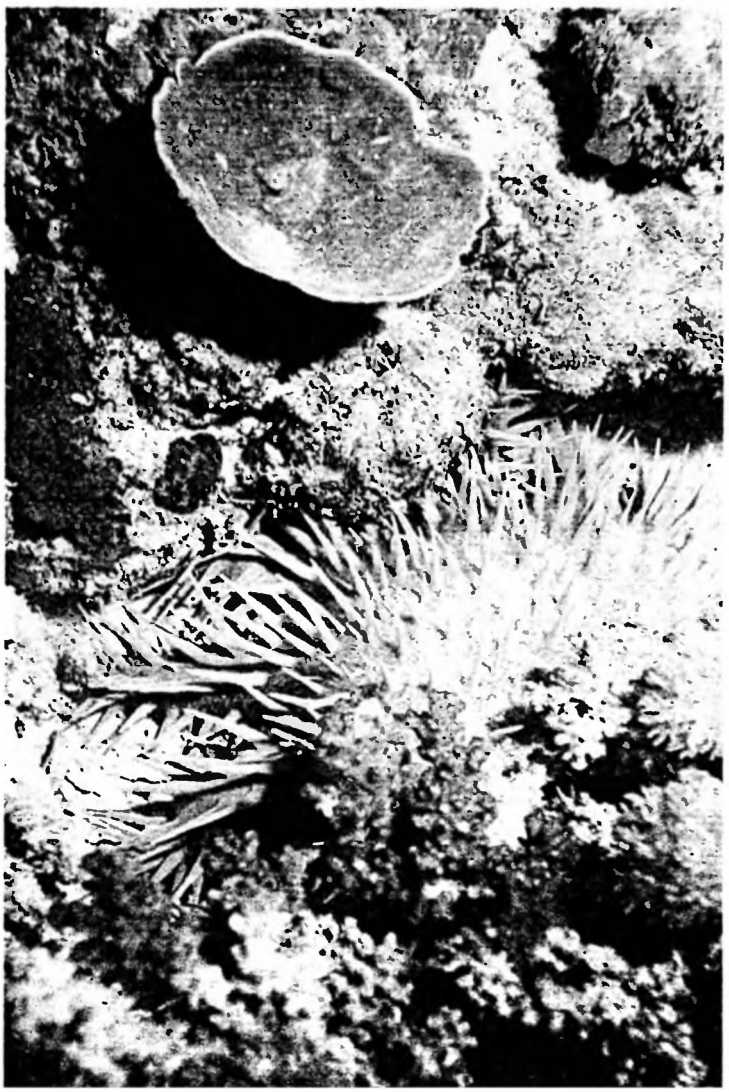


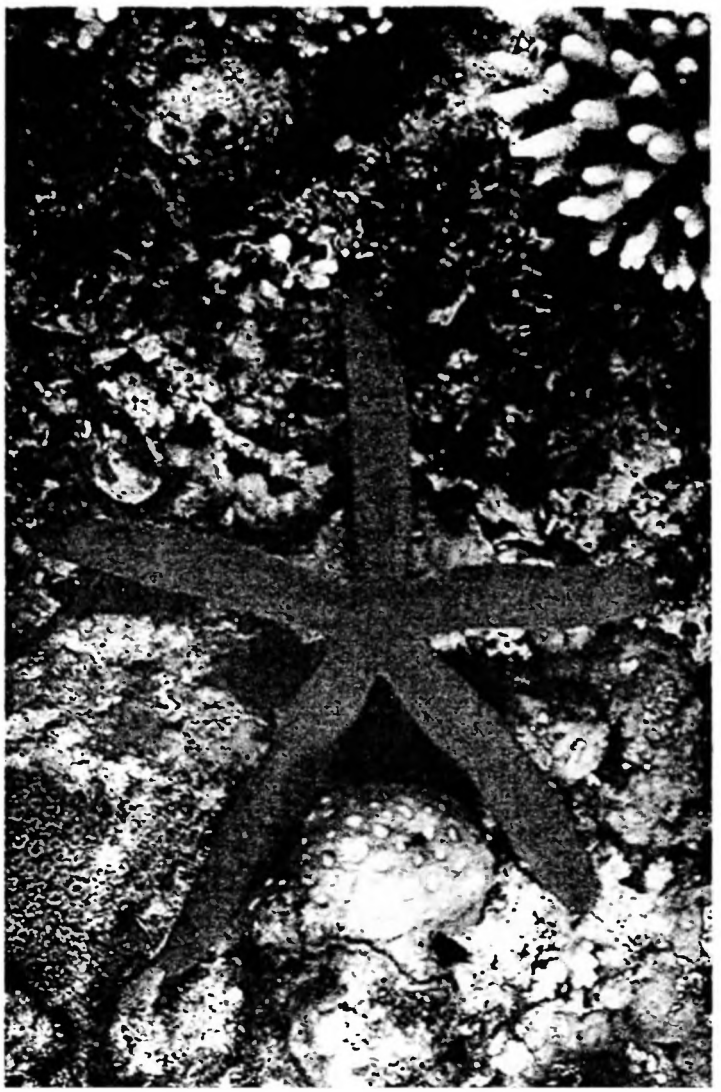
1



2

3





4

щупальцами — эндемичная форма Японского глубоководного желоба; L. ivanovi с 22 щупальцами из Панамского залива в восточной части Тихого океана; маленькая L. minuta с 10 щупальцами, живущая у берегов Южной Индии; великолепная L. coronata с золотистыми шипами на внешней стороне щупалец — красивейшая из погонофор, описанная из восточных областей Тихого океана.

Семейство *спиробрахиид* (Spirobrachiidae) включает один род Spirobrachia с тремя видами. Характерной особенностью Spirobrachia является спирально закрученная щупальцевая крона, состоящая из сотен спаянных щупалец. Известная из Берингова моря S. grandis относится к числу крупных форм, диаметр ее трубки достигает 3 мм.

КЛАСС АФРЕНУЛЯТЫ, ИЛИ БЕЗУЗДЕЧКОВЫЕ

(AFRENULATA= VESTIMENTIFERA)

Пока известно около 15 видов этих очень крупных погонофор. Первый их представитель — Lamellibrachia barhami — был описан В е б б о м в 1969 г.

Афренуляты характеризуются наличием так называемого обтуракула (от лат. obturo — затыкать). Это пара больших мускулистых выростов на переднем конце тела, направленных вперед и спаянных друг с другом в срединной плоскости. На передних концах обтуракулов находятся особые блюдцевидные кутикулярные крышечки; когда животное прячется в трубку, они закрывают ее устье. По бокам от обтуракула располагаются многочисленные парные жаберные пластинки, состоящие из ряда соединенных друг с другом жаберных нитей. Второй отдел тела с парой больших крыловидных кожных лопастей, заворачивающихся на спинную сторону животного и прикрывающих его половые отверстия. Уздечки нет. На брюшной стороне этого отдела имеется широкая ресничная полоска. Туловище (третий отдел) без щетинок, относительно короче, чем у Frenulata. Небольшой задний отдел тела служит для прикрепления животного в глубине трубки, каждый его сегмент снабжен поясом из мелких зубчатых щетинок.

Американский зоолог Джонс, описавший несколько видов Afrenulata, считает эту группу особым типом (Obturata), происшедшим от кольчатых червей независимо от Frenulata. Основанием для выделения самостоятельного типа служит якобы существующее у представителей этих двух групп (френулят и афренулят) различие в расчленении тела.

По мнению Джонса, первый сегмент тела у Afrenulata превращен в обтуракул, а второй несет жаберные пластинки, негомологичные щупальцам Frenulata, принадлежащим первому сегменту. Однако эмбриональное развитие афренулят ясно показывает, что обтуракул представляет собой видоизменение первой пары щупалец и что жаберные и щупальцевые органы всех погонофор вполне гомологичны. Таким образом, в организации сравниваемых групп нет признаков, указывающих на их принадлежность к разным типам.

Afrenulata делятся на два отряда: Basibranchia и Anoxobranchia. К первому отряду принадлежат 4 семейства, у представителей которых жаберные нити и пластинки прикреплены на одном уровне с обтуракулом и направлены вперед.

Лучше других изучены виды семейства *ламеллибрахиид* (Lamellibrachiidae), отличающиеся превращением нескольких наружных жаберных пластинок в кроющие защитные лопасти. В семействе один род — Lamellibrachia с двумя видами: L. barhami обитает в Тихом океане, близ берегов Калифорнии (глубина 1125 м), L. luymesi — известен один неполный экземпляр самца из Атлантического океана, у побережья Гвианы (глубина 500 м).

Другие семейства этого отряда объединяют несколько видов, обнаруженных в водах гидротермальных источников Восточно-Тихоокеанского поднятия (в том числе и на его северной оконечности — подводном хребте Хуан де Фука) и в Калифорнийском заливе.

К отряду Anoxobranchia, для представителей которого характерно расположение жаберных пластинок непосредственно на боковых поверхностях обтуракула (что, несомненно, следует считать вторичным усложнением жаберного аппарата), относится семейство *рифтиид* (Riftiidae).

Единственный известный вид — Riftia pachyptila обитает в области термальных источников рифтовой зоны (отсюда и название рода) у Галапагосских островов (глубина 2450 м) и в восточной части Тихого океана (21° с. ш., глубина 2620 м). Это один из наиболее эффектных представителей типа погонофор. Как уже указывалось выше, длина тела этих животных достигает 1,5 м при толщине 4 см, а длина белых цилиндрических трубок с высовывающимися из них ярко-красными щупальцами иногда превышает 3 м (табл. 44).

ТИП ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ, ИЛИ МОРСКИЕ СТРЕЛКИ

(CHAETOGNATHA)

Эти удивительно прозрачные морские животные делают молниеносно быстрые резкие движения и «летят» в воде, как пущенная из лука стрела, преодолевая за один прыжок расстояние, которое у некоторых видов в 8—10 раз длиннее тела. Когда они проскакивают перед стеклом маски купающегося человека, то только по колебаниям воды можно догадаться, что это промелькнули морские стрелки. Но не только за характер движения их называют морскими стрелками. Сам общий вид их напоминает стрелу: узкое тело во время броска кажется даже заостренным, а на противоположном конце животные имеют широкий хвостовой плавник, пронизанный плотными лучами, которые очень похожи на оперение боевой стрелы.

Огромное большинство этих исключительно морских животных (около 140 видов) — настоящие планктонные обитатели, встречающиеся во всех морях и океанах от уреза воды (в период размножения их можно поймать не только планктонной сеткой, но даже руками с берега) до максимальной глубины 8000 м. Немногие виды (спаделлы) живут около дна как на мелководье, искусно маневрируя среди водорослей и камней, так и на сравнительно большой глубине (почти до 1000 м). Самые мелкие виды (0,5 см) — придонные, самые крупные — северные планктонные (длиной до 9 см).

Узкое тело морских стрелок двумя поперечными перегородками делится на три отдела: головной, туловищный и хвостовой. Продольная перегородка делит целомическую полость в туловищном и хвостовом отделах тела на две равные части и служит для прикрепления кишки. На спинной стороне головы помещаются основные органы чувств — глаза и так называемая м е р ц а т е л ь н а я п е т л я. Здесь же расположен и своеобразный орган, известный только у морских стрелок, — к а п ю ш о н, который представляет собой складку кожи и во время плавания закрывает особый (тоже имеющийся только у морских стрелок) ловчий аппарат из мощных щетинок (отсюда и название группы — щетинкочелюстные), придающий телу обтекаемую форму. При захвате добычи капюшон резким движением откидывается назад, освобождая ловчий аппарат. Последний располагается на брюшной стороне головы по обеим сторонам от ротового отверстия и состоит из хитина: одна пара рядов щетинок и одна-две пары рядов зубчиков. Щетинки и зубчики окружают ротовое отверстие, которое ведет в мускулистую глотку, переходящую в прямой кишечный канал; анус находится на значительном расстоянии от заднего конца тела (иногда на середине туловища).

Мощными щетинками морские стрелки захватывают добычу иногда больше собственного тела, проглатывают ее с помощью зубчиков и мускулистой глотки и постепенно переваривают, причем полупереваренный конец проглоченного животного уже высовывается из анального отверстия, тогда как часть добычи, еще не проглоченная, торчит изо рта. Питаются морские стрелки, как правило, ночью. Поедают в основном рачков, но могут нападать на личинок рыб и даже на собственную молодь. Молодь питается исключительно мелкой пищей — бактериями и одноклеточными водорослями до тех пор, пока у них не появится вокруг рта мощное хитиновое вооружение — щетинки и зубчики. Перед размножением созревшие животные полностью прекращают питание. Эти планктонные хищники вслед за пищей проделывают миграции от поверхности на глубину около 200—300 м. В период массового размножения стрелки могут быть конкурентами и врагами планктоноядных стайных рыб, откладывающих свою икру в толще воды среди снующих во все стороны стрелок. Однако взрослые рыбы, такие, как лососевые, сельдевые, тресковые, питаются стрелками, и желудки, например лососей, бывают забиты «морской лапшой» — щетинкочелюстными.

В аквариуме морская стрелка ловко ускользает от пинцета, даже если подносить его со стороны хвоста. Дело в том, что она имеет круговой обзор. Глаз устроен таким образом, что пять его бокалов смотрят в разных направлениях, так что стекло-

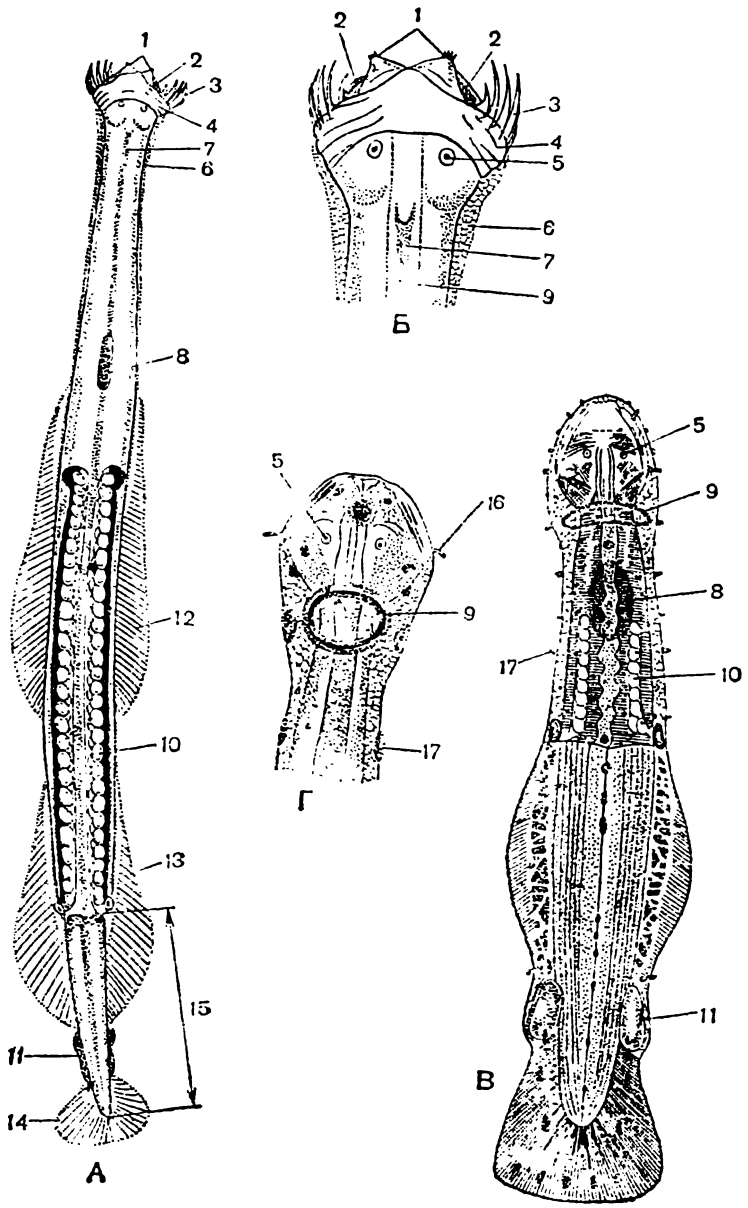
видопрозрачное тело животного не препятствует обзору по всем направлениям, даже в сторону хвоста. Над глазами помещается огромный непарный церебральный ганглий (или мозг), кроме него имеются две пары ганглиев в голове и один — в туловищном отделе (брюшной ганглий). Помимо глаз имеется своеобразный орган чувств — мерцательная петля. Она представляет собой два ряда клеток, замкнутых в кольцо, и имеется только у стрелок. Мерцательная петля играет большую роль в жизнедеятельности щетинкочелюстных, сходную с ролью боковой линии у рыб: этим органом стрелки улавливают сигналы, исходящие от добычи или особей того же вида в период размножения. Если пинцетом удалить этот орган, то животное перестает реагировать на свою пищу — проплывающих мимо рачков и на высокочастотные звуковые сигналы от специальной струны, на которую они бросались до операции. А у мелководных бентических стрелок спаделл без мерцательной петли не может происходить осеменение.

Все морские стрелки гермафродиты. В туловищном отделе помещаются яичники с прилегающими к ним семяпроводами (они же служат семяприемниками), а в хвостовом отделе — семенники, из которых сперматоциты поступают в полость отдела, а оттуда уже зрелые сперматозоиды — в семенные мешочки. Когда мешочек переполняется, то стрелка резкими движениями прорывает его, и освобожденный сперматофор попадает на хвостовой плавник. У всех стрелок существует способ осеменения, который назван М. С. Гиляровым как наружно-внутренний. Но если у планктонных форм сперматофор передается непосредственно на дорсальную сторону плавника рядом с половым сосочком и из прорвавшегося сперматофора поток спермы устремляется сразу в длинный семяприемник, то у более примитивных бентических спаделл обмен сперматофорами происходит иначе. Две особи поворачиваются друг к другу дорсальной стороной и движутся наподобие ножниц. Сперматофор при этом попадает на головной отдел чуть ниже мерцательной петли. Из клеток мерцательной петли выделяется секрет, содержащий полисахариды и протеиды, поток которого увлекает сперматозоиды из разорвавшегося сперматофора и транспортирует их к половым сосочкам. С удаленными головой и мерцательной петлей животное продолжало жить и двигаться еще несколько дней, но сперматофор, положенный в то же самое место, не прорывался, и сперматозоиды погибали. Эти опыты Джирарделли подтверждают его предположение о том, что мерцательная петля не только сенсорный, но и секреторный орган.

Морские стрелки поражают сочетанием необычайно просто устроенного тела и удивительно высокоспециализированных тканей. У них отсутствуют не только отдельные органы (копулятивный аппарат, постоянные яйцеводы, печень), но даже целые системы органов (дыхательная, кровеносная, выделительная). А между тем у стрелок некоторые ткани высокоразвиты — это относится прежде всего к нервной, мышечной, а также многослойной покровной ткани — коже. У морских стрелок имеется и поперечнополосатая мускулатура, похожая на быстрые летательные мышцы насекомых (видимо, это и позволяет им совершать быстрые броски). Под электрон-

Рис. 162. Морские стрелки.

А, *Б* — Sagitta bruuni (*А* — общий вид, *Б* — голова, капюшон раскрыт); *В*, *Г* — Spadella cephaloptera (*В* — общий вид, *Г* — голова, капюшон натянут на голову); *1* — передние зубчики; *2* — задние зубчики; *3* — щетинки; *4* — капюшон; *5* — глаза; *6* — воротничок; *7* — кишка; *8* — брюшной ганглий; *9* — мерцательная петля; *10* — яичники; *11* — семенные мешочки; *12*, *13* — передние и задние боковые плавники; *14* — хвостовой плавник; *15* — хвостовой отдел; *16* — щупальца; *17* — локомоторные органы.



ным микроскопом удалось рассмотреть необычные, отсутствующие у остальных групп беспозвоночных детали строения мышечных волокон и кожи. Строение последней сходно с таковым позвоночных животных. По-видимому, это свидетельствует о независимом происхождении морских стрелок от той ветви животных, которая в конечном счете венчается позвоночными.

Морские стрелки — группа довольно древняя, они найдены уже в слоях нижнего кембрия, причем, судя по отпечаткам из этих слоев, щетинки у них были уже достаточно хорошо сформированы. Это дает основание предполагать, что появление морских стрелок на нашей планете относится, возможно, к еще более раннему периоду.

Морские стрелки играют большую роль в пищевых цепях морей и океанов. Некоторые из них — прекрасные индикаторы океанических течений.

В морях СССР и сопредельных водах обитают 64 вида щетинкочелюстных. Наибольшее число — 46 видов отмечено для Японского моря, что составляет около 72% от фауны Chaetognatha морей СССР и 33% от фауны щетинкочелюстных Мирового океана. В сильно опресненных водоемах число видов резко сокращается. Так, в Черном море известно 2 вида морских стрелок, в Азовском — только 1 вид.

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA)

Полухордовые животные, к которым относятся кишечнодышащие и крыложаберные, — небольшая группа исключительно морских организмов. Они живут на дне моря. Одни из них по форме тела очень похожи на червей и ведут свободноподвижный образ жизни, роясь в иле. Другие же являются прикрепленными сидячими организмами, образующими весьма своеобразные колонии. Больше всего по внешнему виду они напоминают мшанок. Группа полухордовых представляет собой исключительный интерес с точки зрения истории возникновения и развития всего раздела так называемых вторичноротых животных, куда вместе с иглокожими входят хордовые, в том числе и позвоночные. Эти двусторонне-симметричные животные обладают вторичной полостью тела, или целомом. Тело их четко делится на три отдела — хоботок, воротничок, туловище. Кишечник образует направленный в хоботок упругий вырост (нотохорд, или стомохорд), который выполняет опорную, как скелет, функцию и напоминает по строению хорду. Кроме того, кишечник полухордовых сообщается с внешней средой при помощи жаберных щелей. Эти очень важные морфологические признаки заставляют рассматривать представителей типа Hemichordata как близких к хордовым животным, от которых они, однако, существенно отличаются целым рядом черт, присущих организации только беспозвоночных.

Первый представитель кишечнодышащих был открыт в 1821 г. И. Ф. Эшшольтцем, врачом экспедиции О. Е. Коцебу, плававшим на русском корабле «Рюрик». В районе Маршалловых островов в Тихом океане он нашел крупное червеобразное животное, названное им Ptychodera lava и принятое за своеобразную и очень необычную голотурию. Немного позже, в 1829 г., в Средиземном море итальянскими учеными был найден Balanoglossus clavigerus. Находки этих необычных животных привлекли к себе большое внимание зоологов. В прошлом веке большинство зоологов, даже таких крупных ученых, как В. Кюкенталь, относили их к червям. А. Агассиц, например, предполагал, что балланоглосс является переходной формой между немертинами и метамерными червями. Другие же ученые просто принимали их за червей, имеющих малое число сегментов тела. Эта точка зрения продержалась очень долго даже после замечательных работ крупнейшего русского зоолога и эмбриолога А. О. Ковалевского (1866), детально изучившего анатомию балланоглосса и нашедшего у него совершенно необычный жаберный аппарат, устроенный по типу, который не имеет аналогов среди других беспозвоночных животных.

Личинка кишечнодышащих — торнария, свободно плавающая в воде, также уже давно была известна науке. Ее открыл в 1850 г. И. Мюллер. Но по общему виду она настолько похожа на личинок иглокожих, что ее долгое время считали личинкой какой-то морской звезды. И только в 1870 г. другой замечательный русский ученый и друг А. О. Ковалевского И. И. Мечников доказал, что торнария является личинкой балланоглосса. Он высказал предположение о родстве последнего с иглокожими. В 1912 г. профессор Н. А. Холодковский — также один из известных русских зоологов — предложил рассматривать кишечнодышащих как дополнение к типу иглокожих, с которыми их нередко объединяли в дальнейшем некоторые ученые. Кроме сходства личинок, во внутреннем строении балланоглосса имеются некоторые черты, общие с иглокожими. Но расхождения в их строении все же чрезвычайно велики. Более внимательное изучение кишечнодышащих выявило такие особенности их строения, которые позволяли, как мы уже говорили, сближать их с хордовыми животными. Еще в 1884 г. В. Бэтсон указал на возможность родства кишечнодышащих с позвоночными. Некоторые очень известные зоологи — В. М. Шимкевич, В. А. Догель и др. — еще совсем недавно помещали их в системе животных в начало типа Chordata. Балланоглосс представлялся тем самым как бы их прообразом — «хордовым, на заре своей юности».

В настоящее время точка зрения на положение кишечнодышащих в системе животных установилась окончательно. Академики И. И. Шмальгаузен и В. Н. Беклемишев помещают класс кишечнодышащих среди раздела вторичноротых животных в составе особого типа полухордовых. Сравнительное изучение ранних стадий

развития кишечнодышащих и иглокожих говорит об их общем происхождении. Эволюционные пути этих групп разошлись, когда первые перешли к роющему образу жизни, а вторые — к сидячему, что еще в древние времена привело иглокожих к кардинальной перестройке всего плана строения и приобретению радиальной симметрии тела. Кишечнодышащих, видимо, следует считать наиболее примитивными из всех современных вторичноротых. В общем плане их строения сохраняется такой древний признак, как трехсегментный состав тела. Зародышевая стадия, состоящая из трех сегментов, есть и у ланцетника, однако современных кишечнодышащих нельзя рассматривать и как прямых предков хордовых животных. Они не могут быть отнесены ни к типу иглокожих, ни к типу хордовых, прогрессивное развитие которых определилось их активным образом жизни.

Таким образом, нам предстоит познакомиться еще с одним типом животных — *полухордовыми* (Hemichordata), который включает 2 класса — *кишечнодышащих* (Enteropneusta) и *крыложаберных* (Pterobranchia). К последним относятся и вымершие в палеозойское время граптолиты, которых долгое время ошибочно причисляли к типу кишечнополостных. Enteropneusta представлены в настоящее время примерно 75 видами, относящимися к 12 родам и 4 семействам. Pterobranchia включают 20 видов, 3 рода и 2 семейства. Представители этих двух классов животных сильно отличаются друг от друга и по внешнему виду, и по образу жизни. Но и те и другие исключительно морские животные, не выносящие даже небольшого опреснения. Они живут на дне моря.

Иногда к полухордовым относят еще один особый класс Planctosphaeroidea, включающий единственный вид — *планктосферу* (Planctosphaera pelagica), ведущую пелагический образ жизни. Биология планктосферы изучена очень плохо. Внешне она похожа на планктонную личинку кишечнодышащих. Ее прозрачное шаровидное тело достигает в диаметре 2 см и покрыто сложноизвитым ресничным шнуром, при помощи которого это животное плавает в толще воды. Воз-

Рис. 163. Виды кишечнодышащих:
1 — Balanoglossus (Ptychodera) clavigerus; *2* — Schizocardium brasiliense; *3* — Saccoglossus pusillus; *4* — Protobalanus koeleri; *5* — Glandiceps malayanus.

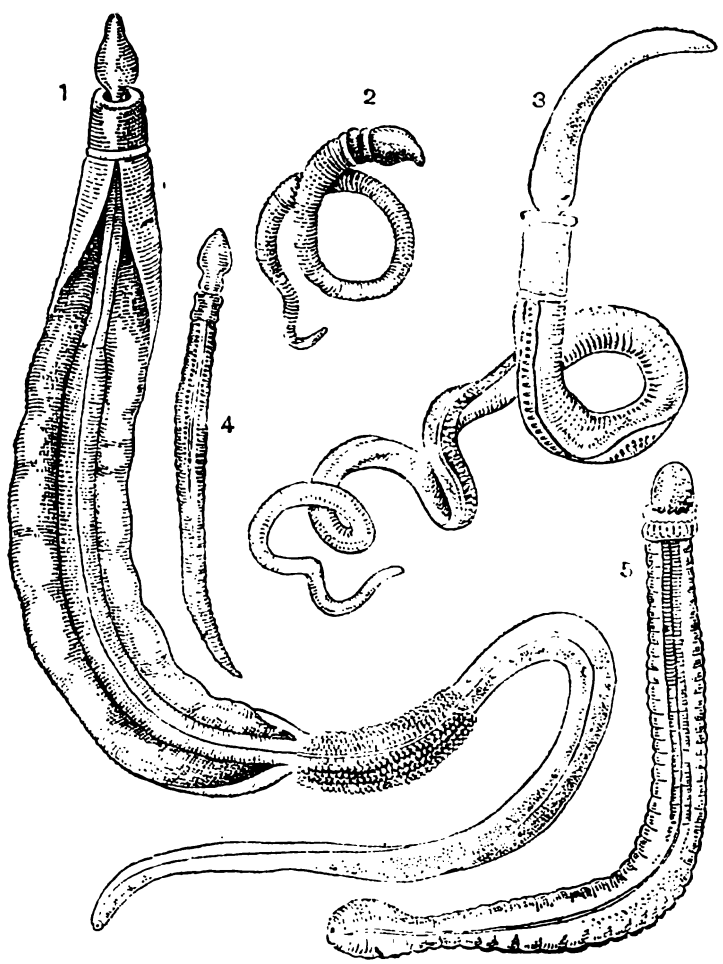
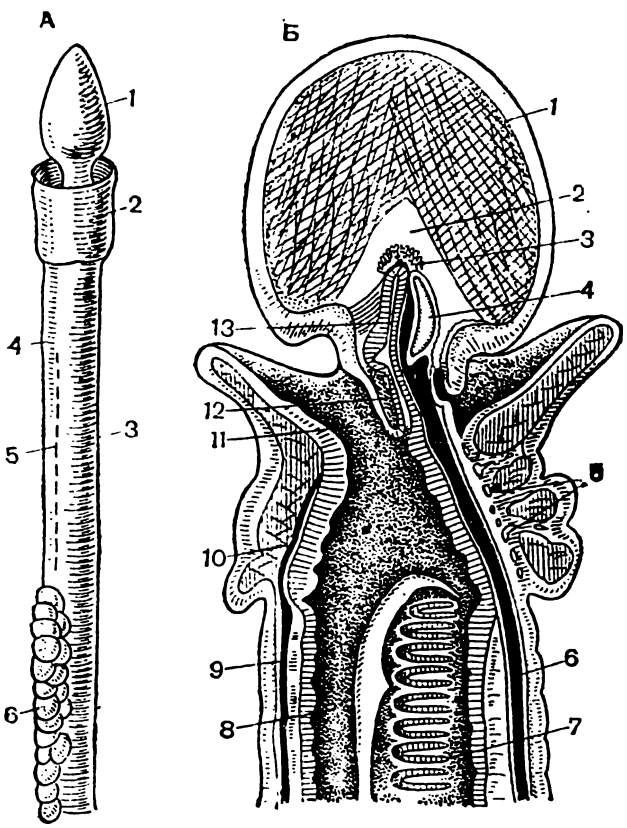


Рис. 164. Строение баланоглосса.
А — общий план строения: *1* — хоботок; *2* — воротничок; *3* — туловище; *4* — жаберные отверстия; *5* — половые поры; *6* — печеночные железы. *Б* — внутреннее строение: *1* — продольные мышцы хоботка; *2* — полость хоботка; *3* — клубочек; *4* — сердце; *5* — канал нервной трубки; *6* — спинной кровеносный сосуд; *7* — жаберные щели глотки; *8* — кишечный отдел глотки; *9* — брюшной кровеносный сосуд; *10* — полость воротничка; *11* — рот; *12* — скелетная пластинка; *13* — нотохорд.



можно, однако, что планктосфера — это просто неотеническая (т. е. способная к половому размножению) личинка какого-то кишечнодышащего.

Кишечнодышащие — свободноподвижные донные червеобразные животные, с очень сильно вытянутым в длину мягким, обильно покрытым слизью телом (рис. 163). Они имеют план строения, не измененный под влиянием сидячего образа жизни, как у Pterobranchia. Длинное червеобразное тело кишечнодышащих четко дифференцировано на три отдела — хоботок, воротничок и собственно туловище, где располагается большинство органов животного (рис. 164). Хоботок представляет собой мускулистое вытянутое или желудевидное образование. Основная функция хоботка — роющая. Основание его сужено в тонкую шейку, которая охватывается следующим отделом тела — коротким, также мускулистым воротничком, несколько приподнимающимся над поверхностью тела в виде валика. Следом за воротничком идет длинное туловище животного, составляющее $^{9}/_{10}$ всей длины тела. В передней части оно с боков прорезано двумя рядами многочисленных узких жаберных щелей, расположенных поперечно. Все тело животного одето нежным однослойным эпителием, несущим колеблющиеся реснички и называемым поэтому мерцательным. Кроме того, сверху животное обильно покрыто слизью, вырабатываемой клетками воротничка. Внутри следуют два слоя мышечных волокон: наружный — кольцевых и внутренний — продольных.

В каждом отделе тела есть свои целомические полости: внутри воротничка и в туловище парные, а в хоботке — непарная. Она открывается наружу порой, лежащей на спинной стороне хоботка. Воротничковые целомы соединяются с внешней средой двумя канальцами через свои особые поры, а полости туловища являются замкнутыми. Особенно интересно, что в такой малочисленной группе, как Enteropneusta, образование целомов происходит самыми разными способами даже в пределах одного рода. У некоторых кишечнодышащих оно похоже на то, что наблюдается у иглокожих, у других — как у ланцетника. Кишечнодышащие как будто не выработали еще своего способа закладки целома. Это очень важный факт с точки зрения эволюционных построений.

На брюшной стороне тела у основания хоботка, на границе последнего с воротничком, находится рот (рис. 164). Рот ведет в короткую глотку, лежащую на всем протяжении воротничка. От спинной стороны глотки внутрь хоботка отходит слепое выпячивание. Этот вырост называется нотохордом или стомохордом и считается зачатком спинной струны, или хорды, позвоночных животных. Он состоит из ряда сильно вакуолизированных клеток. Нотохорд доходит до середины длины хоботка, прилегая к его брюшной стороне. Между ним и брюшной стенкой хобота развивается плотная хрящеобразная пластинка, которая называется скелетом хоботка. Вместе с нотохордом эта пластинка придает хоботку известную прочность.

Далее назад глотка переходит в пищевод, или дыхательный отдел кишечника. В то время как спинная и брюшная стенки пищевода сплошные, боковые стенки пронизаны двумя рядами подковообразных жаберных щелей. Эти щели соединяют полость пищевода с внешней средой. Вода, проходящая через рот, поступает в жаберный отдел и через жаберные щели выходит наружу. В перегородках между щелями проходят многочисленные кровеносные сосуды, и кислород, растворенный в воде, передается прямо в кровь животного. Такое строение жаберного аппарата — связь его с кишечником — неизвестно для других беспозвоночных животных. Только среди хордовых такой тип строения дыхательного аппарата получает широкое распространение. Благодаря строению дыхательного аппарата эти животные и стали называться кишечнодышащими.

По брюшной стенке пищевода проходит продольный желобок, образованный частично клетками, выделяющими секрет, а частично — клетками, несущими реснички. Это э н д о с т и л ь — образование, которое считается гомологом щитовидной железы позвоночных животных. Мелкие частицы пищи, попадающие с водой в пищевод, склеиваются слизью эндостиля и передаются его ресничками в пищеварительный отдел кишечника. За жаберным отделом кишечника следует печеночный отдел, несущий на спинной стороне многочисленные печеночные придатки. Затем в виде трубки идет средняя кишка, которая переходит в заднюю. На заднем конце тела животного она открывается наружу анальным отверстием. Кишечник лежит во вторичной полости тела — целоме. При этом правый и левый целомические мешки сходятся над и под кишечником.

Кровеносная система замкнутая, состоит из продольных кровеносных сосудов — брюшного и спинного. Брюшной сосуд залегает лишь в туловище, тогда как спинной продолжается в хоботок. В хоботке образуется большая центральная кровеносная лакуна — полость, куда поступает кровь. По спинному сосуду кровь течет вперед. Она частично поступает в отходящие от спинного сосуда парные приносящие жаберные сосуды, проходящие через жаберные стенки, где и окисляется. Затем окисленная кровь через уносящие жаберные сосуды возвращается назад в спинной кровеносный сосуд и поступает в центральную кровеносную лакуну. Из нее кровь по двум окологлоточным сосудам, окружающим глотку в области воротничка, возвращается в брюшной сосуд и направляется к заднему концу тела. Через сеть лакун в области кишечника она вновь поступает в спинной сосуд. Циркуляцию крови обеспечивает сердечный пузырь. Но кровь не проходит через

сердце. Этот полый замкнутый мускулистый мешок, лежащий у спинной стенки хоботка над нотохордом, своим сокращением проталкивает кровь из центральной кровеносной лакуны по сосудам. Чтобы кровь двигалась в нужном направлении, имеется система специальных клапанов.

Выделительная система состоит из двух пар особых трубочек, которые соединяют полости хоботка и воротничка, где накапливаются продукты выделения, с внешней средой. Эти трубочки называются целомодуктами. Как правило, в хоботке сохраняется только один левый целомодукт, а в воротничке их имеется два. Кроме того, в центральной кровеносной лакуне в перегородке между нею и полостью хоботка имеется особый складчатый орган, называемый клубочком. Этот клубочек является как бы своеобразным фильтром, через который продукты обмена поступают из крови в полость хоботка и оттуда выводятся наружу.

Нервная система состоит из двух нервных стволов — брюшного и спинного. Брюшной нервный ствол развит значительно слабее спинного. Он залегает по средней брюшной линии туловища. Спинной нервный ствол продолжается в хоботок. В области воротничка оба ствола соединяются нервным воротничковым кольцом. В области воротничка нервный ствол залегает в виде толстостенной нервной трубки или цилиндра. Эта часть нервной системы наиболее развита и называется иногда спинным мозгом. Наличие хорошо развитой нервной системы на спинной стороне тела является очень важным признаком хордовых животных. Кишечнодышащие и по этому признаку также принципиально отличаются от остальных беспозвоночных. Но, с другой стороны, они отличаются от хордовых наличием брюшного нервного ствола.

Специальных органов чувств у кишечнодышащих не имеется, но под наружным покровом их тела расположено большое количество светочувствительных клеток.

Кишечнодышащие — раздельнополые животные. Самцы и самки у них по внешнему виду неразличимы, хотя иногда их окраска не вполне одинакова. Половая система построена очень просто. Половые железы образуют от 16 до 100 пар овальных мешочков, лежащих по бокам кишечника в средней части туловища вслед за жаберным отделом. Каждая гонада открывается наружу коротким протоком, через который половые продукты выводятся в окружающую воду. Кишечнодышащие, за единственным исключением, размножаются половым путем. Почти все они — яйцекладущие животные. Представители обоих полов у большинства видов встречаются в норках, где и происходит спаривание. Оплодотворение наружное. Яйца через половые отверстия или выбрасываются в воду, или прикрепляются к стенкам ходов в грунте. Только у тропического рода Glandiceps самцы и самки во время периода размножения покидают дно и плавают некоторое время у поверхности воды, образуя плотные скопления размером от 1 до 5 м в поперечнике и толщиной до 2 м. Животные беспорядочно двигаются в таких скоплениях, видимо, отыскивая партнеров для размножения. Однако среди них присутствуют и неполовозрелые особи.

Дробление яиц у кишечнодышащих полное, почти равномерное и радиальное. В зависимости от большего или меньшего количества желтка, содержащегося в яйце, развитие у разных видов кишечнодышащих может происходить двумя путями — с превращением, или метаморфозом, и без превращения. И у тех и у других видов имеется в принципе сходная личинка. У тех Enteropneusta, яйца которых бедны желтком — у Ptychodera, Spengelia и др., развитие происходит через стадию свободноплавающей пелагической личинки — торнарии. Развитие сопровождается довольно сложным метаморфозом. Личинка очень характерна и, как уже указывалось выше, чрезвычайно похожа на пелагических личинок морских звезд (рис. 166). Зрелая торнария имеет кишечник с ротовым отверстием на брюшной стороне и анальным — на заднем полюсе тела. На переднем полюсе расположена теменная пластинка с венчиком длинных чувствующих ресничек. Внешний вид этой прозрачной личинки усложнен сильно извитым мерцательным шнуром, проходящим по наружной ее поверхности. Имеется и прианальный венчик ресничек. На первых стадиях развития личинка активно плавает в воде султаном вверх и постоянно вращается вокруг своей оси. Поэтому она и названа торнарией. Постепенно объем ее тела несколько уменьшается, утолщаются стенки, и личинка теряет прозрачность. Она начинает расти в длину, и у нее возникает 5—6 пар жаберных отверстий. А затем наступает резкое превращение — тело ее делится на верхнюю и нижнюю части. Верхняя часть в дальнейшем растягивается в хоботок и обособляется перетяжкой от остального тела, которое формируется из нижней части. Позже около хоботка образуется валик — зачаток воротничка, происходит упорядочивание органов, за счет роста заднего конца туловище удлиняется, животное приобретает облик взрослой формы и садится на дно.

У видов, яйца которых содержат много желтка (Saccoglossus kowalevskii, Dolichoglossus), развитие сильно сокращено. Из яйцевой оболочки у них выходит уже готовая личинка, состоящая из трех сегментов, каждый из которых соответствует хоботку, воротничку и туловищу взрослых форм (рис. 165). Такая личинка очень тяжела для того, чтобы свободно плавать в воде. Она держится на дне, где ползает или роется в иле. При помощи ресничек она может только немного плавать в при-

донных слоях воды. И хотя эта личинка очень похожа на молодое животное, она все-таки остается настоящей личинкой. У нее имеются временные личиночные органы — чувствительная теменная пластинка с султаном ресничек, движущим органом ей служит прианальный венчик ресничек — мерцательный поясок. После утери этих органов превращение ее во взрослое животное происходит путем вытягивания в длину главным образом третьего сегмента, формирования воротничка и внутренних органов. Появляется нотохорд, закладываются жабры, оформляется нервная система.

Среди кишечнодышащих есть один живородящий вид — Xenopleura vivipara, а один вид — Balanoglossus proliferans — способен размножаться как половым, так и бесполым путем. В результате простого поперечного деления тела взрослого животного, у которого отсутствуют половые железы, получаются новые особи, способные к половому размножению. Таким образом, здесь имеется настоящее чередование поколений — полового и бесполого. Причем оба эти поколения внешне настолько резко отличаются друг от друга, что первое давно было известно науке под названием Balanoglossus capensis, а второе — B. proliferans.

Размеры тела Enteropneusta очень варьируют и в среднем достигают длины 10—15 см. Самые мелкие из них имеют 3—5 см. Но известны и очень длинные кишечнодышащие: Balanoglossus cornosus, B. clavigerus и др. — 1,5 м, а самый крупный экземпляр B. gigas — 2,5 м. Диаметр его тела равнялся при этом 2 см. Этот гигантский представитель Enteropneusta был найден впервые на Атлантическом побережье Южной Америки, а затем в значительном количестве был отмечен в Бразилии. В 1962 г. в тех же районах было найдено другое гигантское кишечнодышащее. Размеры наиболее крупных животных имели длину более 2 м. Животные относились к новому виду редкого рода Willeya.

Окраска кишечнодышащих также варьирует, чаще всего от серовато-белых до светло-желтых тонов. Часто встречаются и желтовато-коричневые и коричневые особи. Но среди них есть и ярко окрашенные виды — ярко-красные Saccoglossus pusillus, оранжевые Ptychodera flava, темно-коричневые Glandiceps и черно-фиолетовые Ptychodera erythraea. Обычны разные вариации окраски, и разные части тела животных могут быть окрашены различно. Наш северный Saccoglossus mereschkowskii имеет хоботок ярко-кирпичного цвета. Воротничок и передняя часть тела значительно темнее хоботка и другого оттенка — кроваво-алого. К заднему концу окраска постепенно слабеет и тело становится более прозрачным, желтоватых или зеленоватых тонов. Животные, добытые из глубоководных океанических желобов, имели грязную розовато-бежевую окраску и достигали длины 10—15 см.

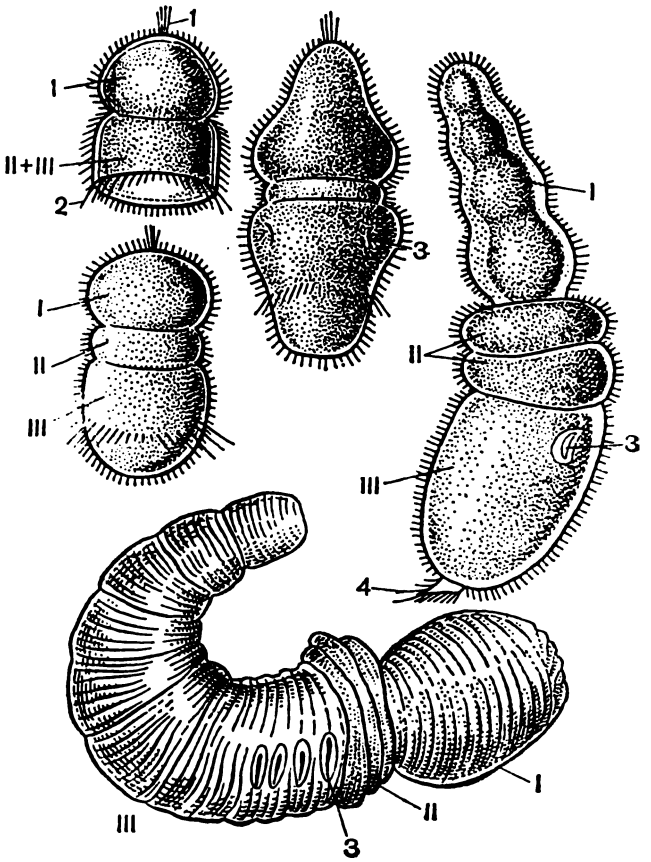
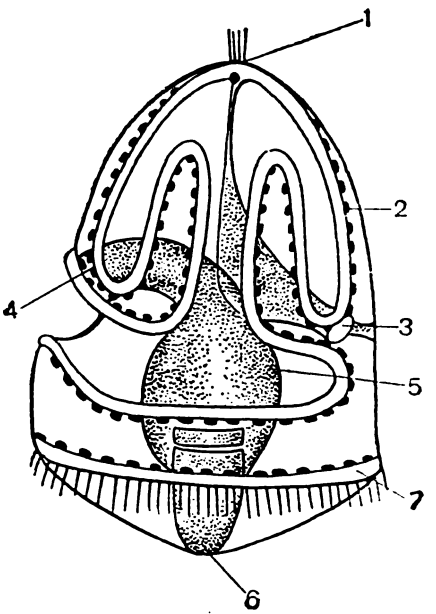


Рис. 165. Превращение личинки баланоглосса во взрослое животное:

1 — теменной султан ресничек; *2* — мерцательный поясок; *3* — жаберные отверстия; *4* — прикрепительный сосочек; *I* — хоботок, *II* — воротничок, *III* — туловище.

Рис. 166. Торнария:

1 — теменная пластинка с султаном ресничек; *2* — мерцательный шнур; *3* — сердце; *4* — рот; *5* — желудок; *6* — анус; *7* — задний мерцательный венчик ресничек.



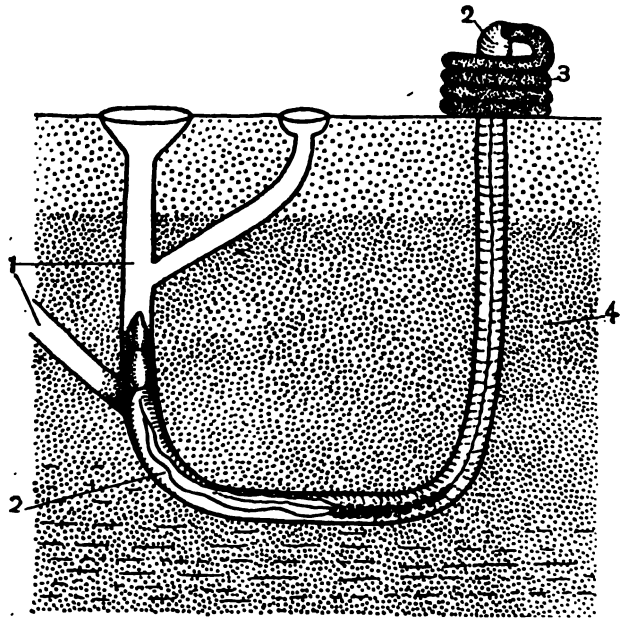


Рис. 167. Норка Balanoglossus clavigerus с животным:
1 — U-образная норка с выходом и дополнительными боковыми ходами; *2* — баланоглосс; *3* — кучка экскрементов; *4* — грунт.

Большинство Enteropneusta живет в мягком иле или илистом песке в прибрежной приливо-отливной зоне океана, заселяя тихие куты морских губ и заливов. Грунт в таких заливах в некоторых случаях бывает сильно заражен сероводородом, черного цвета и издает неприятный и сильный запах. И все-таки животные обитают в нем. Другие виды предпочитают песок с галькой, которые не обнажаются во время отлива, а некоторые, в частности уже известная нам Ptychodera, встречаются на коралловых рифах. Поселения кишечнодышащих на мелководьях бывают иногда очень значительны, но, видимо, непостоянны. Бывают годы, когда они появляются на некоторых участках литорали в огромном количестве, а в другое время там же можно встретить лишь единичных животных. Например, живущий у нас на литорали Белого и Баренцева морей Saccoglossus mereschkowskii иногда образует такие массовые скопления, при которых в 1 дм^3 грунта встречается 15—20 экземпляров размером до 20 см и более. Видимо, их массовое развитие зависит от каких-то особо благоприятных комбинаций факторов окружающей среды — температуры, солености, грунта и др.

Некоторые виды кишечнодышащих роют в грунте длинные ходы или постоянные норы, другие же обитают на поверхности дна. На поверхности грунта встречается большинство Ptychodera, Spengelia, Glandiceps и Glossobalanus. Все они прячутся под камнями, обломками кораллов, иногда глубоко внедряясь в полипняк мадрепоров, в зарослях водорослей или под корнями высших водных растений в прибрежной зоне. Некоторых из них находили в пустых раковинах двустворчатых моллюсков, наполненных песком. Все эти виды образуют за счет своей обильно выделяемой слизи трубки, в которых они живут. Животные могут свободно двигаться в своих трубках. Постройка их происходит следующим образом: хоботок животного внедряется в песок, и песчинки, окружающие его, прилипают и вкрапливаются в слой слизи, покрывающей тело. На конце хоботка получается маленький поясок толщиной в 1—2 песчинки. С помощью бьющих в одном направлении назад ресничек эпидермиса (наружного покрова тела) целым потоком один за другим такие поясочки песчинок, смешанных со слизью, передвигаются вдоль тела к его концу. Образуется плотный кожух, облегающий, как рубашка, все животное. Очень быстро он засыхает и превращается в прочную трубку.

Большинство видов Enteropneusta роют в грунте длинные U-образные норы (рис. 167). Как правило, такая норка вначале уходит вертикальной шахтой вниз, на довольно большую глубину. У Balanoglossus и гигантского вида Willeya эти ходы достигают 60—80 см. Затем следует изгиб норы, и она снова выходит на поверхность. Ход выстилается быстро засыхающей слизью. Эта слизь склеивает материал, из которого состоят стенки хода, и образует гладкую внутреннюю поверхность.

Как же происходит закапывание животных? За счет прилива крови к хоботку и ее отлива. За счет напряжения мышц хоботок может становиться то более упругим и сжиматься в жесткий кулак, то расслабляться. Ptychodera, например, косо внедряет в грунт его раздутый передний конец. Потом она сжимает продольные мускулы, и перистальтическая волна вздутия движется к заднему концу хоботка. Она доходит до его конца за несколько секунд. Животное прочно зацепляется в грунте, когда вздутие доходит до основания хоботка. При этом его утонченный передний конец за счет сокращения кольцевых и продольных мышц вновь внедряется глубже в песок. Ставшая в это время тонкой задняя часть хоботка подтягивается вперед, к его передней части. При рытье хоботок опирается на воротничок, служащий для него в данном случае твердой опорой. Внутреннее напряжение при рытье также сильно увеличивается за счет сокращения его толстых мышечных стенок. Кроме того, в полость воротничка через воротничковые поры нагнетается вода. Видимо, при рытье эти поры могут герметически закрываться, и тургор воротничка за счет несжимаемости воды увеличивается еще сильнее. Остальное тело совершенно не принимает участия в передвижении. Оно просто подтягивается вслед за передними двумя отделами, при необходимости сильно утончаясь (до 1 мм у некоторых видов) и вытягиваясь. Зарывание происходит довольно

быстро. За 1 мин происходит до 12 перистальтических сжатий хоботка. В это же время реснички покровов тела синхронно и постоянно уводят песчинки от кончика хоботка ко рту и к концу тела. Эти песчинки расширяют проход и облегчают внедрение в него туловища. Одновременно стенки хода обрабатываются выделившейся слизью.

Являясь грунтоядными животными, кишечнодышащие заглатывают огромное количество грунта и извлекают из него мелких животных, растительные остатки и другие органические вещества, которыми они питаются. Причем заглатывание грунта происходит не просто механически, как у других грунтоедов. Реснички хоботка бьют по направлению назад и переносят прилипшие к слизи песчинки и другие частицы. У основания хоботка удар ресничек направлен ко рту, так что тяжи слизи и песка у рта сливаются и создается один мощный поток. Край воротничка при этом отодвигается далеко в сторону от основания хоботка, и поток пищи проникает в рот. В пищеварительном канале частицы грунта гонятся сначала ресничными клетками эндостиля по жаберному отделу и далее по кишечнику. Пищевой поток все время вращается. Переваривание пищи происходит в печеночном отделе. Вместе с поступившим грунтом в кишечник попадают микроскопические животные и водоросли, которыми, собственно, и питаются Enteropneusta.

У некоторых видов кишечник столь сильно набит грунтом, что их нежное тело рвется от тяжести при поднимании наверх. Фекалии выбрасываются через задний конец тела, который, высовываясь из норки, совершает коловращательное движение у поверхности грунта. Однако некоторые крупные виды кишечнодышащих (Ptychodera) могут быть и хищниками. Есть среди них, по-видимому, и такие, которые питаются мелкими планктонными водорослями, взвешенными в придонной воде.

Животные почти никогда не покидают норок. Во время прилива они поднимаются до поверхности грунта и выставляют наружу или передний конец тела, или задний, для того чтобы выбросить фекалии, которые лежат у выхода из норки горкой закрученных спирально колбасок высотой 3—6 см, так, как это наблюдается у червя пескожила (Arenicola marina). По этим кучкам закрученных экскрементов и по небольшим дырочкам входов и можно обнаружить на литорали домики Enteropneusta.

При малейшем сотрясении грунта животные молниеносно прячутся в свои норки (или в трубки) и уходят на глубину. Таким образом они спасаются от врагов, и прежде всего от хищных рыб, питающихся донными организмами. В качестве защиты у многих видов, возможно, служат содержащиеся в слизи иодистые выделения кожных желез. Некоторые Enteropneusta, например Balanoglossus clavigerus, издают столь резкий запах иодоформа, что можно, идя на этот запах, найти их в песке.

Слизь кишечнодышащих может светиться. Свечение прежде всего появляется при сотрясении грунта. Оно менее интенсивно в дневное время. Glossobalanus minutus светится в течение всего дня, а у Ptychodera имеется четкий суточный ритм свечения, который сохраняется неизменным до 8 суток, если содержать животное в темноте. Химизм и биологический смысл свечения неизвестны.

Видимо, в связи с роющим образом жизни, при котором нежное тело животных может быть легко поранено, а также в качестве защиты от врагов у кишечнодышащих развилась необычайная способность к регенерации, т. е. к восстановлению тела (при его повреждении или разрыве) из отдельных, даже небольших частей. Например, маленький хвостовой кусочек тела Ptychodera способен восстановиться до целого организма. Интересно, что передняя часть тела не может достроить заднюю, а задние части легко восстанавливают передние.

Мы уже знаем, что специальных органов чувств у кишечнодышащих не имеется. Но все части тела этих животных отчетливо реагируют на механическое раздражение и на свет. Хоботок всегда избегает света, и его движение позволяет установить, что животные могут воспринимать не только сам свет, но и его направление. Свет и небольшое механическое раздражение всегда вызывают бегство, уход, закапывание и сжатие тела. Сильнее всего на эти раздражения реагирует хоботок.

Кишечнодышащие обитают в основном в поверхностной литоральной зоне, и к ней приурочено в своем распространении большинство их видов. Но они встречаются в океане на всех глубинах, хотя количество глубоководных форм очень невелико. До недавнего времени наиболее глубоководным представителем Enteropneusta считался Glandiceps abyssicola, пойманный на глубине 4500 м. Однако среди коллекций глубоководных животных, собранных на советском экспедиционном судне «Витязь» в Тихом океане, кишечнодышащие в довольно большом количестве были обнаружены в Курило-Камчатском и Алеутском желобах на глубине 8100 и 7246 м.

Большинство видов кишечнодышащих (60%) обитают в теплых морях, 30% — в морях умеренной зоны. И только некоторые представители этого класса встречаются в арктических областях. Saccoglossus mereschkowskii, например, имеет циркумполярное распространение. Он найден у нас в Белом, Баренцевом, Беринговом, Охотском и Японском морях. Наиболее богата видами кишечнодышащих тропическая зона, причем виды, обитающие в тропиках, распространены, как правило, очень широко. Но среди них есть и такие, которые имеют ограниченный ареал. Некоторые обитают только в Индийском океане и в морях Малайского

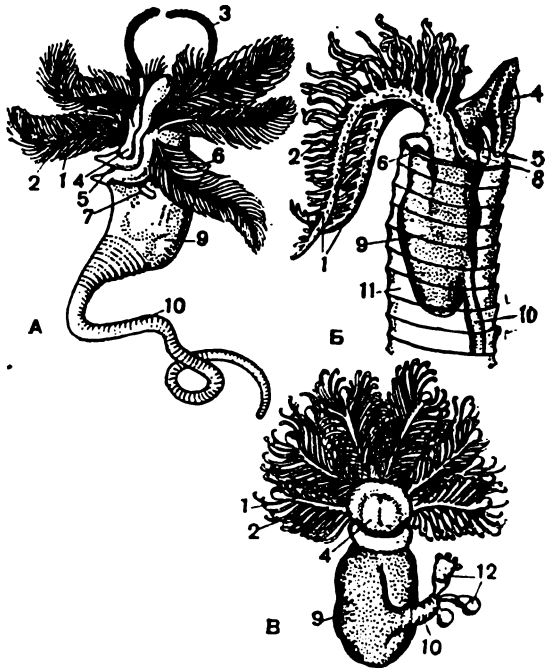


Рис. 168. Строение крыложаберных:
А — Athubaria; *Б* — Rhabdopleura; *В* — Cephalodiscus; *1* — руки; *2* — щупальца; *3* — лишенные щупалец концы одной пары рук; *4* — головной щит (хобот); *5* — рот; *6* — задний проход; *7* — жаберные щели; *8* — боковые складки воротничка; *9* — туловище; *10* — стебель; *11* — трубка; *12* — почки.

архипелага. Известны также свои виды для Ла-Манша, Канады, Южной Африки и некоторых других мест. Ни один вид Enteropneusta не известен в Антарктике. Только Saccoglossus otagoensis был найден на северо-восточном побережье Новой Зеландии.

Близкие к Enteropneusta представители другого класса полухордовых животных — крыложаберные — ведут сидячий образ жизни. Как мы уже знаем, эта очень небольшая группа сильно специализированных животных включает всего 3 рода — Cephalodiscus, Rhabdopleura и Athubaria. Представители рода Cephalodiscus ограничены в своем распространении южным полушарием. Они встречаются главным образом в Антарктике и на субантарктических островах. Виды Rhabdopleura распространены широко и встречены во всех климатических зонах от Арктики до Антарктики, а Athubaria известна только у побережий Японии. Pterobranchia живут в основном на глубине от 100 до 650 м, и число их видов, найденных на меньшей глубине, очень невелико. Размеры их тела колеблются от 0.2 до нескольких миллиметров. Наиболее крупный представитель этой группы Cephalodiscus densus имеет длину 1,4 см. Все они, за исключением Athubaria, образуют колонии, очень напоминающие колонии мшанок, с которыми их нередко путали. Размер колоний обычно составляет несколько сантиметров. Наиболее крупные из них имеют 19 см в поперечнике и 25 см в высоту. Окраска зооидов разнообразна. Часто на хоботке имеются пигментированные пояса. У некоторых видов тело окрашено в черный цвет, тогда как щупальца и ножка остаются белыми. Колонии обычно светло-бежевые.

Строение отдельных особей во всех главных чертах напоминает Enteropneusta (рис. 168). Тело взрослых крыложаберных, как и тело баланоглосса, разделяется на хоботок, воротничок и туловище со стебельком, или ножкой. Хоботок имеет уплощенную форму щитка и содержит непарную целомическую полость, открывающуюся наружу двумя порами. В головном щитке на его брюшной стороне расположены железы, выделяющие органическое вещество, из которого строятся жилые трубки. От глотки в хоботок отходит нотохорд, над которым лежит сердце. На границе хоботка и воротничка с брюшной стороны лежит рот. Воротничок, обладающий, как и туловище, парным целомом, в отличие от кишечножаберных, несет на спинной стороне руки с перистыми щупальцами, при помощи которых пища подгоняется ко рту. Бывает от 1 до 8 пар рук. Щупальца покрыты реснитчатым мерцательным эпителием. Позади воротничка у Cephalodiscus и Athubaria имеется по одной паре жаберных щелей, соединяющих дыхательный отдел кишечника с внешней средой, у Rhabdopleura жаберных щелей нет. В туловище помещается кишечник, изогнутый таким образом, что анальное отверстие лежит недалеко от рта. Нервная система образует на спинной стороне воротничка уплотнение — ганглий. Половые железы представлены парой мешочков, открывающихся протоками на спинной стороне тела впереди ануса. Личинка крыложаберных похожа на личинку кишечнодышащих. Она сплошь покрыта ресничками, имеет теменной чувствительный орган и кишечник.

Черты упрощенного строения крыложаберных и различия в строении их тела с Enteropneusta вызваны прежде всего сидячим образом жизни животных и малыми размерами их тела. Если роющий образ жизни кишечнодышащих вызвал сильное развитие у них хоботка, разрастание туловища в длину, то у крыложаберных в связи с сидячим образом жизни хоботок развит умеренно, прекрасно развит щупальцевый аппарат, а туловище искривлено. Но все эти отличия лишь внешнего порядка. У крыложаберных переход к сидячему образу жизни совершился гораздо позже, чем это имело место у иглокожих, и не оказал такого сильного влияния на изменение их организации.

Образ жизни крыложаберных мало известен, поскольку они очень редки и плохо переносят условия аквариума. Athubaria живет главным образом на колониях гидроидов и ведет свободноподвижный образ жизни, не строя никаких домиков (рис. 168). Она цепляется задним концом за

ветви колоний и передвигается, ползая по ним при помощи грудного выроста и кончиков рук. Особи имеют тенденцию собираться группами. Rhabdopleura (рис. 169) являются настоящими колониальными животными, зооиды соединены между собой длинным столоном черного цвета, в то время как Cephalodiscus — псевдоколониален, отдельные члены его колоний независимы друг от друга. Колонии Pterobranchia прикрепляются к подводным камням, раковинам и другим твердым предметам.

Форма и строение отдельных домиков у разных видов весьма разнообразны. Они являются продуктом выделения железистых клеток головного щитка животных, т. е. хоботка. У Cephalodiscus домики устроены наиболее простым образом и называются ценоциями. У разных видов домик состоит из разветвленных, как дерево, или неразветвленных, стелющихся или приподнимающихся толстых ветвей с ячейками для отдельных животных (рис. 170). Эти ячейки могут быть полностью изолированными или сообщаются друг с другом каналами и имеют одно выходное отверстие для нескольких полостей. Иногда может быть и единая полость для многих особей, открывающаяся наружу многими отверстиями. Особи сидят там, присосавшись кончиками стебельков, но могут свободно ползать внутри и выползать наружу. При ползании они пользуются головным щитком. У некоторых видов стебелек остается в домике, но он очень сильно растягивается, так что животное может выползать наружу и передвигаться по поверхности домика на значительное расстояние. При малейшем раздражении все особи мгновенно прячутся в домике. Некоторые виды способны полностью вылезать из домиков, и поверхность ценоция покрывается как будто многочисленными черненькими булавочными головками (рис. 170). Иногда ценоций представляет густую дерновину плотных нитей, по поверхности которой ползают отдельные особи.

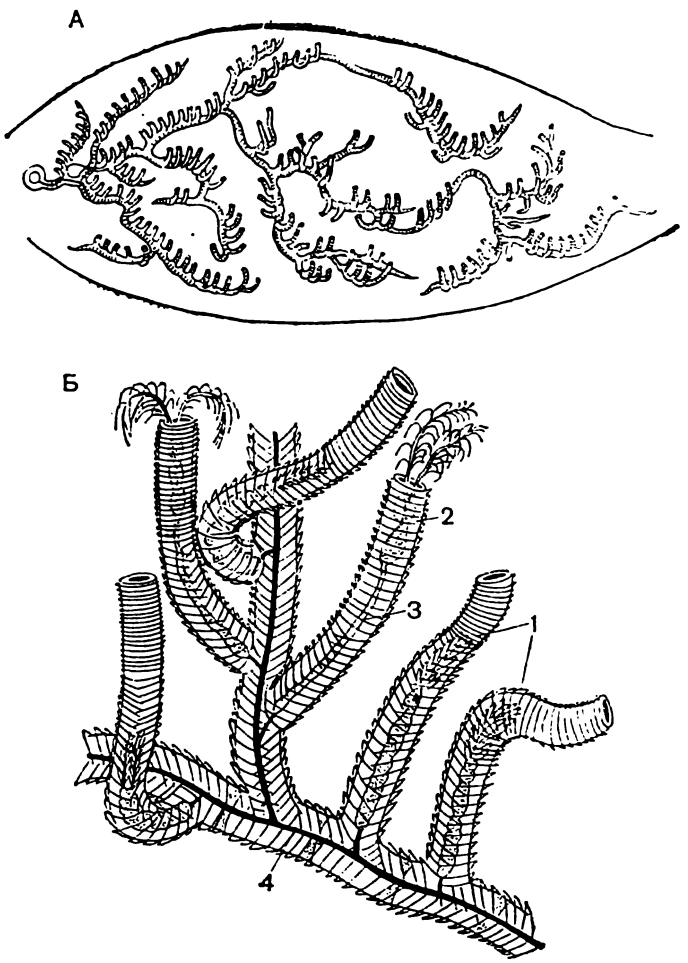
Колонии видов рода Rhabdopleura устроены более сложно. Прежде всего их колонии являются истинными, и все особи связаны воедино длинным стелющимся столоном характерного черного цвета. Столоны могут ветвиться, и от них поднимаются вертикально вверх трубчатые домики, или теки, отдельных зооидов (рис. 169). Столоны покрыты тонкой и очень нежной хитиноидной оболочкой и заключены в цилиндрические трубки. Они могут достигать длины 10 см и стелются по поверхности камней и раковин. Развивающиеся на основном стелющемся столоне новые молодые зооиды выделяют поперечные перегородки, так что каждая особь оказывается в отдельном отсеке столона. Затем она продырявливает наружную стенку трубки и строит вверх собственную трубочку — теку, состоящую как бы из вложенных друг в друга колечек.

Rhabdopleura выползают из своих домиков наружу с помощью головного щитка и доползают только до устья трубки. Они высовывают из нее щиток, так что рот лежит как раз на уровне края трубки. Обе руки их изгибаются снаружи трубки к спине. Потревоженные животные очень глубоко втягиваются внутрь трубки за счет сокращения стебелька. В желудках крыложаберных находили кусочки диатомовых водорослей, радиолярий и личинок планктонных ракообразных. Все эти пелагические организмы, видимо, были пойманы с помощью ветвистых щупалец в окружающей воде.

У крыложаберных имеются и раздельнополые, и гермафродитные виды. У Cephalodiscus и Rhabdopleura самцы и самки редко объединены в одном и том же ценоции. Чаще они находятся в разных колониях. Различия в строении самцов и самок незначительны, но часто самцы бывают мельче самок. Число рук у них меньше и они без отростков.

О размножении крыложаберных известно очень мало. В яичниках продуцируется немного яиц —

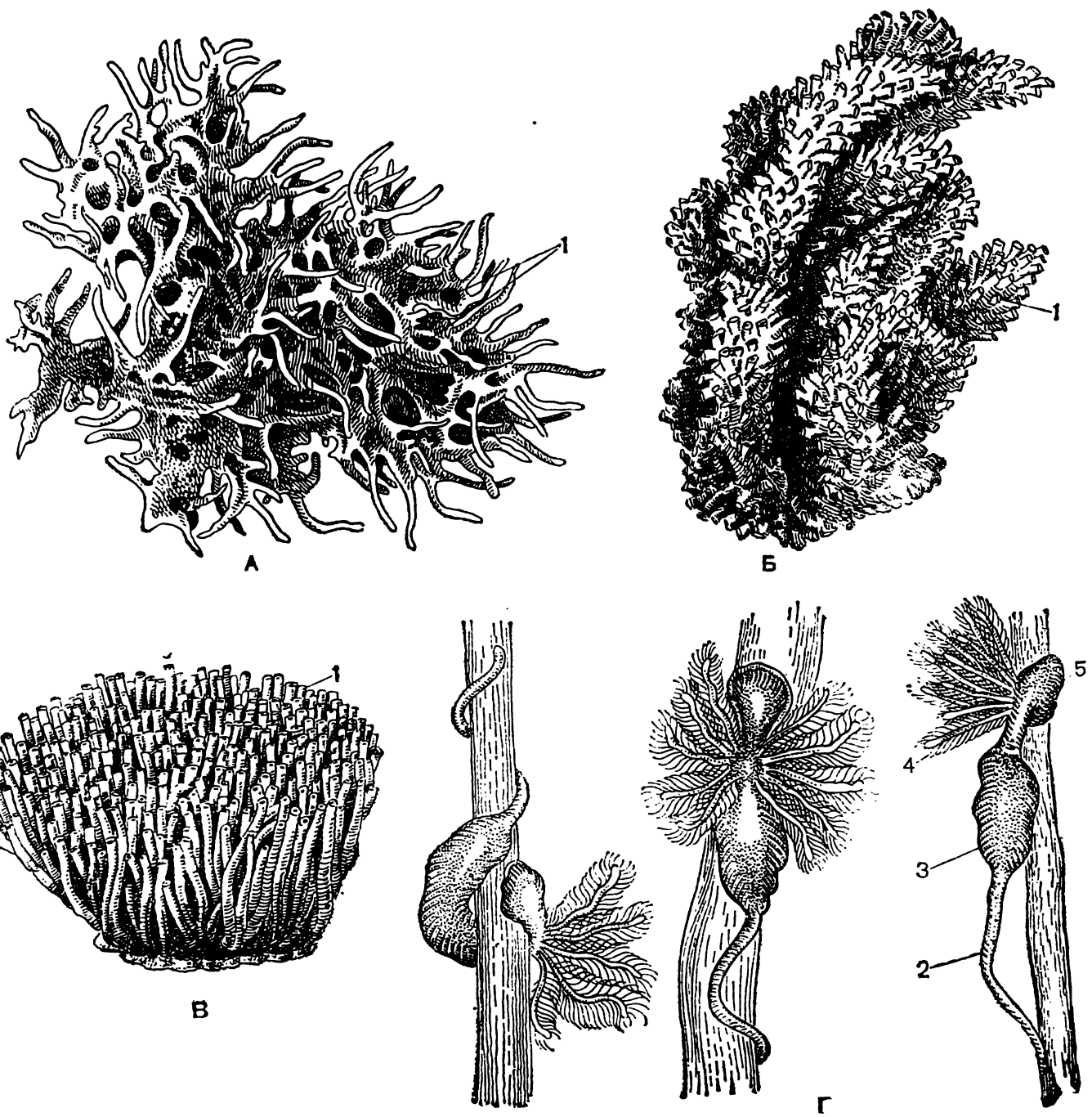
Рис. 169. Колония Rhabdopleura:
А — общий вид колонии на раковине моллюска;
Б — часть колонии; *1* — трубочки-теки с сократившимися зооидами; *2* — трубочки-теки с выступающим зооидом; *3* — ножка зооида; *4* — черный столон.



от одного до шести у разных видов Cephalodiscus. Яйца прикрепляются к стенке жилой трубки. Они крупные, содержат много желтка. Дробление полное, почти равномерное. Из яиц Cephalodiscus развивается личинка, покрытая ресничками. Внешне она похожа на планулу — личинку кишечнополостных. Она имеет удлиненную форму и несколько уплощена. На переднем конце различается орган чувств и много железистых клеток. Внутреннее строение личинки довольно сложно. Ее целом уже состоит из трех отделов. У одних видов личинки не имеют свободноплавающей стадии, они только ползают, быстро прикрепляются к субстрату и выделяют жилую трубку. У других личинки могут плавать, иногда при этом вращаются вокруг своей продольной оси. Развитие Pterobranchia близко развитию Enteropneusta, особенно тех, у которых оно протекает укороченно, без превращения.

Кроме полового способа размножения, крыложаберные обладают и бесполым, путем почкования. У Cephalodiscus на брюшной стороне ножки может

Рис. 170. Колония ценоций Cephalodiscus:
А — Cephalodiscus nigrescens; *Б* — C. densis; *В* — C. dodecalophus; *Г* — цефалодискусы, ползающие по разветвлениям ценоция; *1* — выходы из камер; *2* — стебель животного; *3* — туловище; *4* — руки; *5* — головной щит.



образовываться сразу от 2 до 14 почек (рис. 168). Почки, в которые заходит продолжение целома, рано отделяются от материнского организма и развиваются в новую взрослую особь. У Rhabdopleura почки образуются на столоне, состоящем из эпидермиса и стенки целома. Развившиеся из них особи сохраняют связь с материнским организмом. Они могут образовывать и покоящиеся почки, заключенные в особые мешочки, способные переживать неблагоприятные условия.

Характер колоний крыложаберных указывает на близкое родство этой группы с граптолитами — обширной группой ископаемых колониальных животных, известных с кембрия до карбона, т. е. примерно 250—550 млн. лет назад.

Колонии граптолитов имели вид изогнутых прутьев или кустиков, очень похожих на колонии гидроидных полипов. Они могли прикрепляться ко дну или обрастать различные подводные предметы. Но многие из них самостоятельно плавали на поверхности моря и являлись, видимо, плейстонными организмами, обитавшими на поверхностной пленке воды. У них, как и у современных животных, ведущих подобный образ жизни, был хорошо развит плавательный пузырь, наполненный газом.

Таким образом, Pterobranchia являются очень древней группой животных. Но их окаменелые остатки находят крайне редко. Палеонтологам известны формы, близкие к Rhabdopleura и Cephalodiscus, только из верхнемеловых отложений мезозоя, примерно 125 млн. лет назад. Сходство их с граптолитами так сильно, что если бы трубки крыложаберных были впервые найдены в палеозое, их, несомненно, отнесли бы к граптолитам.

Сходство в развитии двух рассматриваемых классов типа Hemichordata и особенности их строения позволяют думать, что в процессе эволюционного развития крыложаберные возникли из кишечнодышащих в результате перехода какой-то части этих животных к сидячему образу жизни.

Если вспомнить главные различия в строении и развитии между первичноротыми животными, к которым относится огромное большинство беспозвоночных, и вторичноротыми, куда входит и рассматриваемый нами тип Hemichordata, то можно видеть, что последний включает в себя признаки обоих главных стволов животного царства. Среди вторичноротых животных Hemichordata характеризуются тем, что им присущи черты, общие с иглокожими, а также с хордовыми.

ТИП ХОРДОВЫЕ

(CHORDATA)

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ, ИЛИ ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ

(TUNICATA, ИЛИ UROCHORDATA)

Оболочники, *личиночнохордовые*, или *туникаты*, к которым относятся асцидии, пиросомы, сальпы и аппендикулярии, — одна из наиболее удивительных групп морских животных. Центральное место среди них принадлежит асцидиям. Свое название оболочники получили из-за того, что тело их одето снаружи студенистой оболочкой, или туникой. Туника состоит из особого вещества — туницина, чрезвычайно близкого по составу к растительной клетчатке — целлюлозе, которая встречается только в царстве растений и неизвестна ни для одной другой группы животных. Оболочники — исключительно морские животные. Асцидии ведут прикрепленный образ жизни, остальные — свободноплавающий пелагический. Они могут быть одиночными или образуют колонии, возникающие при чередовании поколений в результате почкования бесполых одиночных особей. У асцидий есть свободноплавающая в воде хвостатая личинка. О способе размножения этих животных — одном из наиболее необычайных среди всех живых существ на Земле — мы специально будем подробно говорить ниже.

Все оболочники, за исключением нескольких необычных хищных видов, питаются взвешенными в воде органическими частицами (детритом) и фитопланктоном и являются активными фильтраторами. В громадном большинстве случаев во взрослом состоянии они имеют мешкообразное или бочонковидное тело с двумя сифонами — вводным и выводным. Сифоны или сближены на верхней части туловища, или расположены на его противоположных концах.

Очень интересно положение оболочников в системе животного царства. Природа этих животных долго оставалась загадочной и непонятной, хотя они были известны еще Аристотелю более двух с половиной тысяч лет назад под названием Tethya.

Только в начале XIX столетия было установлено, что одиночные и колониальные формы некоторых оболочников — сальп — представляют собой лишь различные поколения одного и того же вида. До этого их относили к разным видам животных. Одиночные и колониальные формы отличаются друг от друга не только по внешнему виду. Оказалось, что только колониальные формы обладают половыми органами, а одиночные — бесполы. Явление чередования поколений у сальп было открыто поэтом и естествоиспытателем Альбертом Шамиссо во время его плавания в 1819 г. на русском военном корабле «Рюрик» под командованием Коцебу. Старые авторы, в том числе и Карл Линней, относили туникат к типу моллюсков. Колониальные же формы были отнесены им к совершенно другой группе — зоофитам, а некоторые считали их особым классом червей. Но на самом деле эти внешне очень просто устроенные животные не так примитивны, как кажутся. Благодаря работам замечательного русского эмбриолога А. О. Ковалевского в середине прошлого века было установлено, что оболочники близки к хордовым животным. А. О. Ковалевский установил, что развитие асцидий идет по тому же самому типу, что и развитие ланцетника, представляющего, по меткому выражению академика

И. И. Шмальгаузена, «как бы живую упрощенную схему типичного хордового животного». Группа хордовых животных характеризуется целым рядом определенных важных черт строения. Прежде всего это будет наличие спинной струны, или хорды, представляющей собой внутренний осевой скелет животного. Хвостатые личинки асцидий также имеют хорду, которая исчезает при превращении их во взрослую особь. Личинки и по другим важнейшим признакам строения стоят гораздо выше родительских форм. По филогенетическим причинам, т. е. по причинам, связанным с происхождением группы, большее значение у оболочников придается организации их личинок, чем организации взрослых форм. Такая аномалия неизвестна более ни для одного другого типа животных. Кроме наличия хорды, хотя бы в личиночной стадии, с настоящими хордовыми животными оболочников сближает целый ряд других признаков. Очень важно, что нервная система оболочников расположена на спинной стороне тела и представляет собой трубку, имеющую внутри канал. Нервная трубка оболочников образуется как желобообразное продольное впячивание поверхностных покровов тела зародыша — эктодермы, как это имеет место у всех других позвоночных животных и у человека. У беспозвоночных животных нервная система всегда лежит на брюшной стороне тела и образуется иным способом. Основные сосуды кровеносной системы оболочников, наоборот, располагаются на брюшной стороне, в противоположность тому, что характерно для беспозвоночных животных. И наконец, передний отдел кишки, или глотка, пронизан у оболочников многочисленными отверстиями и превратился не только в орган пищеварения, отфильтровывающий пищу, но и в орган дыхания. Как мы видели выше, у беспозвоночных животных органы дыхания очень разнообразны, но никогда кишечник не образует жаберных щелей. Это признак хордовых животных и это единственный признак, который сохраняется у взрослых форм оболочников. Вторичная полость тела, или целом, у оболочников имеется, но сильно редуцирована.

По представлениям А. О. Ковалевского, принятым многими, хотя и не всеми современными зоологами, асцидии произошли от свободноплавающих хордовых животных. Особенности их строения — вторичное упрощение, в результате которого утрачиваются и хорда, и нервная трубка, и органы чувств, а также наличие туники, выполняющей защитную и опорную функции, и большая специализация — есть следствие приспособления к прикрепленному образу жизни во взрослом состоянии. Строение же их сложноорганизованной хвостатой личинки, плавающей в воде, в какой-то степени воспроизводит организацию предков.

Положение оболочников в системе животного царства долгое время оставалось нерешенным. Они рассматривались или как самостоятельный тип, близкий к хордовым животным, или как отдельный подтип типа хордовых. Это было связано со слабой изученностью, в первую очередь, эмбрионального и онтогенетического развития этой группы животных. Проведенное в последнее время сравнительное изучение эмбриологии ланцетника и асцидий, пиросом, сальп и аппендикулярий показывает много общих черт. А, как известно, ранние стадии развития животных имеют чрезвычайно большое значение для филогенетических построений. Следует считать окончательно установленным, что оболочники являются особым подтипом — Urochordata, или Tunicata, типа *хордовых* (Chordata), куда они входят вместе с подтипами *бесчерепных* (Acrania) и *позвоночных* (Vertebrata). Надо подчеркнуть, однако, что и сейчас еще остаются спорными некоторые вопросы, касающиеся родственных отношений между этими подтипами и внутри них, так же как и происхождения хордовых в целом.

Известный специалист в области сравнительной эмбриологии низших хордовых животных (бесчерепных и оболочников), а также беспозвоночных О. М. Иванова-Казас отмечает, что развитие оболочников, несмотря на его чрезвычайное своеобразие, позволяет считать их даже более высокоорганизованными животными, чем ланцетник, который является наиболее примитивным представителем хордовых и тип развития которого в процессе эволюции привел к онтогенезу позвоночных. Развитие оболочников эволюционировало в другом направлении, чем развитие ланцетника. В связи с сидячим образом жизни асцидий у оболочников возникли высокоразвитые и специализированные формы бесполого размножения, совершенно не свойственного другим хордовым животным, со сложными жизненными циклами, с возникновением колониальности, полиморфизма и пр. От асцидий оно было унаследовано пиросомами и сальпами.

Хотя по современным представлениям оболочников следует ставить в эволюционном ряду вслед за бесчерепными, в этом издании они традиционно рассматриваются вместе с беспозвоночными животными [1]. Многие черты эмбрионального развития ланцетника и туникат близки таковому, например, у иглокожих или у полухордовых, и это позволяет рассматривать низших хордовых в качестве своего рода связующего звена между беспозвоночными и позвоночными животными. Однако ни бесчерепные, ни оболочники, видимо, не являются прямыми предками позвоночных. Про-

[1] Два других подтипа типа *хордовых* (Chordata) — *бесчерепные* (Acrania) и *позвоночные* (Vertebrata) — рассматриваются в томе четвертом и последующих томах настоящего издания.

исхождение туникат в настоящее время представляется следующим образом. Какие-то примитивные бесчерепные перешли к сидячему образу жизни на твердом субстрате на дне моря и превратились в асцидий. Мощная туника хорошо защищала их от врагов, а хорошо развитый фильтрационный аппарат глотки обеспечивал достаточным количеством пищи этих животных, перешедших к пассивному способу питания и ставших фильтраторами — сестонофагами. Часть важных органов у взрослых организмов при этом редуцировалась. Они остались только у активной свободноплавающей личинки, которая позволяла неподвижным асцидиям широко расселяться в океане. А удивительная способность к бесполому размножению — почкованию обеспечивала быстрое заселение новых участков. Затем оболочники вторично заселили водную среду и сумели освоить реактивный способ движения. Все это дало им большие преимущества, но, хотя оболочники и широко распространены в современных морях и океанах и являются характерным компонентом морской фауны, они не дали прогрессивно развивающейся ветви на эволюционном древе. Это как бы эволюционный тупик, боковая веточка, отходящая от самого основания филогенетического ствола хордовых. По образному выражению одного из немецких авторов прошлого века, туникаты — это «неудавшийся опыт Природы, от дальнейшего совершенствования которого она отказалась».

Вместе с другими хордовыми и небольшим числом беспозвоночных животных оболочники принадлежат к вторичноротым животным — одному из основных стволов эволюционного древа в царстве Animalia.

У представителей вторичноротых, или Deuterostomia, в процессе эмбрионального развития рот образуется не на месте первичного рта зародыша, а прорывается заново. Первичный же рот превращается в анус. В противоположность этому, у первичноротых, или Protostomia, рот образуется на месте рта эмбриона — бластопора. К ним принадлежит большинство типов беспозвоночных животных.

Подтип оболочников включает три класса: *асцидии* (Ascidiae), *сальпы* (Salpae) и *аппендикулярии* (Appendiculariae). Асцидии дали начало остальным классам туникат. Прежде асцидий делили на 3 отряда: простые, или одиночные, асцидии (Monascidiae); сложные, или колониальные, асцидии (Synascidiae) и пиросомы, или огнетелки (Salpaeformes, или Pyrosomata). Однако в настоящее время деление на простых и сложных асцидий потеряло систематическое значение. Асцидии делятся на подклассы по иным признакам.

Сальпы делятся на два отряда: *бочоночники* (Cyclomyaria) и *собственно сальпы* (Desmomyaria). Иногда этим отрядам придают значение подклассов.

Очень часто сальпы и пиросомы, ведущие свободноплавающий образ жизни, объединяются в группу пелагических оболочников Thaliacea, которой придается значение класса. Класс Thaliacea делят тогда на три подкласса: Pyrosomida, или Luciae, Desmomyaria, или Salpae, и Cyclomyaria, или Doliolida. Как видно, взгляды на систематику высших групп Tunicata весьма различны.

В настоящее время известно порядка 1400 видов оболочников. Из них 1300 видов приходится на долю асцидий. Аппендикулярии насчитывают около 60 видов, около 25 видов сальп и примерно 10 видов пиросом (табл. 45, 46, 47). Строение тела почти всех туникат до неузнаваемости сильно отличается от общего плана строения тела в типе хордовых. Ближе всего к исходным формам стоят аппендикулярии, однако, несмотря на это, строение их тела является наименее характерным для оболочников. Знакомство с оболочниками следует начать с асцидий.

Строение асцидий. Асцидии — это донные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Многие из них — одиночные формы. Размеры их тела в среднем составляют несколько сантиметров в диаметре и столько же в высоту. Однако среди них известны некоторые виды, достигающие 40—50 см, например широко распространенная Ciona intestinalis (табл. 46) или глубоководная Bathypera gigantea. С другой стороны, есть очень мелкие асцидии, размером менее 1 мм. Кроме одиночных асцидий, существует большое число колониальных форм, у которых отдельные мелкие особи, размером в несколько миллиметров, погружены в общую тунику. Такие колонии, очень разнообразные по форме, обрастают поверхности камней и подводных предметов. Больше всего одиночные асцидии похожи на продолговатый раздутый мешок неправильной формы, прирастающий своей нижней частью, которая называется п о д о ш в о й, к различным твердым предметам (рис. 171, *А*). На верхней части животного хорошо заметны два отверстия, расположенные или на небольших бугорках, или на довольно длинных выростах тела, напоминающих горлышко бутылки. Это с и ф о н ы. Один из них — р о т о в о й, через который асцидия всасывает воду, другой — к л о а к а л ь н ы й. Последний обычно бывает несколько сдвинут на спинную сторону. Сифоны могут открываться и закрываться при помощи мускулов — сфинктеров. Тело асцидий одето однослойным клеточным покровом — эпидермисом, который выделяет на своей поверхности особую толстую оболочку — т у н и к у, выполняющую опорную и защитную функции. Внешняя окраска туники бывает различна. Обычно асцидии окрашены в оранжевые, красноватые, буро-коричневые или фиолетовые тона. Однако глубоководные асцидии, как и многие другие глубоководные жи-

вотные, теряют окраску и становятся грязно-белыми. Иногда туника бывает полупрозрачной и через нее просвечивают внутренности животного. Часто туника образует на поверхности морщины и складки, зарастает водорослями, гидроидами, мшанками и другими сидячими животными. У многих видов ее поверхность покрыта песчинками и мелкими камешками, так что животное бывает трудно отличить от окружающих предметов. Туника бывает студенистой, хрящевидной или желобразной консистенции. Уникальной ее особенностью является то, что клетчаткоподобное вещество, из которого состоит туника (туницин), присутствует в ней в большом количестве и составляет более 60% ее массы. Толщина туники может достигать 2—3 см, обычно же она значительно тоньше. У аберрантного глубоководного рода Situla туника представлена тонкой пленкой (менее 0,1 мм). В толще туники проходят трубковидные сосуды эктодермального происхождения, по которым циркулирует кровь. Кроме того, ее могут заселять блуждающие амебоподобные клетки, выполняющие защитную фагоцитарную функцию, проникающие сюда из крови. Это оказывается возможным только благодаря студенистой консистенции туники. Ни в одной другой группе животных клетки не заселяют образований аналогичного типа.

Под туникой залегает собственно стенка тела, или м а н т и я, в состав которой входит, кроме однослойного эктодермического эпителия, покрывающего тело, соединительнотканный слой с мышечными волокнами. Наружные мышцы состоят из продольных, а внутренние из кольцевых волокон. Такая мускулатура позволяет асцидиям производить сократительные движения и при необходимости выбрасывать воду из тела. Мантия покрывает тело под туникой, так что оно свободно лежит внутри туники и срастается с нею только в области сифонов. В этих местах располагаются сфинктеры — мышцы, замыкающие отверстия сифонов.

Твердого скелета в теле асцидий нет. Только у некоторых из них в различных частях тела разбросаны мелкие известковые спикулы разной формы.

Пищеварительный канал асцидий начинается ртом, расположенным на свободном конце тела на вводном, или ротовом, сифоне (рис. 171, *Б*). Вокруг рта располагается венчик щупалец, иногда простых, иногда довольно сильно разветвленных. Количество и форма щупалец различны у разных видов, однако их не бывает менее 6. От рта свешивается внутрь огромная глотка, занимающая почти все пространство внутри мантии. Глотка асцидий образует сложный дыхательный аппарат. По стенкам ее в строгом порядке в несколько вертикальных и горизонтальных рядов располагаются жаберные щели, иногда прямые, иногда изогнутые так, что получается своего рода

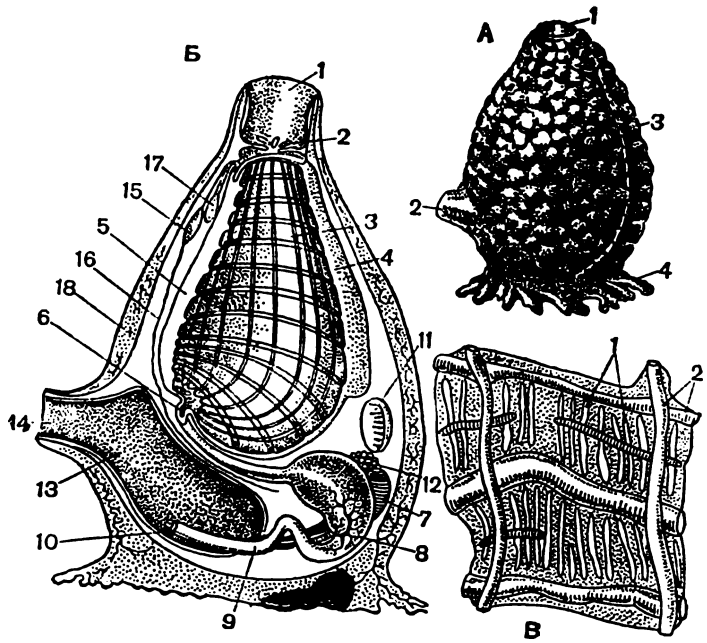


Рис. 171. Строение асцидий.

А — внешний вид асцидии: *1* — вводной, или ротовой, сифон; *2* — выводной, или клоакальный, сифон; *3* — туника; *4* — подошва. *Б* — схема строения одиночной асцидии: *1* — ротовой сифон; *2* — ротовые щупальца; *3* — глотка с жабрами; *4* — эндостиль; *5* — спинная пластинка; *6* — начало пищевода; *7* — желудок; *8* — пищеварительная железа; *9* — кишка; *10* — задний проход; *11* — сердце; *12* — яичник и семенник; *13* — клоака; *14* — клоакальный сифон; *15* — нервный ганглий; *16* — спинной нерв; *17* — околонервная железа; *18* — туника. *В* — часть стенки глотки с жаберными щелями: *1* — жаберные щели; *2* — продольные и поперечные кровеносные сосуды.

жаберная корзина (рис. 171, *В*). Часто стенки глотки образуют по 8—12 довольно больших, свисающих внутрь складок, расположенных симметрично на двух ее сторонах и сильно увеличивающих ее внутреннюю поверхность. Складки также пронизаны жаберными щелями, причем сами щели могут принимать очень сложные очертания, закручиваясь спиралями на конусовидных выростах на стенках глотки и складок. Жаберные щели покрыты клетками, несущими длинные реснички. В промежутках между рядами жаберных щелей проходят, также правильно располагаясь, кровеносные сосуды, которые формируются за счет впячиваний стенок жаберной корзины. На каждой стороне глотки их может быть до 50. Здесь кровь обогащается кислородом. Иногда тонкие стенки глотки содержат небольшие спикулы, поддерживающие их. От задней стенки глотки отходят два выпячивания в форме тонкостенных мешков, или э п и к а р д о в. У многих асцидий они сливаются в непарный орган. Эпикарды играют важную роль при бесполом размножении асцидий. В некоторых случаях они могут выполнять функции почек, в которых накапливаются продукты выделения организма.

Жаберные щели, или стигмы, асцидий незаметны, если рассматривать животное снаружи, сняв только тунику. Из глотки они ведут в особую по-

лость, выстланную эктодермой и состоящую из двух частей, сросшихся на брюшной стороне с мантией. Эта полость называется околожаберной, атриальной или перибранхиальной (рис. 171, *Б*). Она залегает с каждой стороны между глоткой и наружной стенкой тела. Часть ее образует клоаку. Эта полость не является полостью тела животного. Она развивается из особых впячиваний наружной поверхности внутрь тела. Околожаберная полость сообщается с внешней средой при помощи клоакального сифона.

Со спинной стороны глотки на всем ее протяжении свисает тонкая спинная пластинка, иногда рассеченная на тонкие язычки, а по брюшной стороне проходит особый поджаберный желобок, или эндостиль, который имеет клетки двух родов — железистые и ресничные, расположенные в ряд продольных зон. Биением ресничек на стигмах асцидия гонит воду так, что устанавливается постоянный ток через ротовое отверстие. Далее вода прогоняется через жаберные щели в околожаберную полость и оттуда через клоаку наружу. Проходя через щели, вода отдает кислород в кровь, а различные мелкие органические остатки, одноклеточные водоросли прилипают к слизи, выделяемой эндостилем. Эта слизь при помощи движения ресничек эпителия непрерывно передается на стенки жаберной корзины в виде своеобразной слизевой ловчей сети. Затем, переходя на спинную пластинку, она формируется в слизевой жгут с прилипшими к нему пищевыми частицами. В виде такого своеобразного «рулета» пища поступает в короткий пищевод. Загибаясь на брюшную сторону, пищевод переходит во вздутый желудок, из которого выходит кишка. Кишка, изгибаясь, образует двойную петлю и открывается анальным отверстием в клоаку. Экскременты выталкиваются из тела через клоакальный сифон. Таким образом, пищеварительная система асцидий очень проста, но обращает на себя внимание наличие эндостиля, являющегося частью их ловчего аппарата. Оказывается, эндостиль является гомологом щитовидной железы позвоночных и выделяет органическое вещество, содержащее иод. Видимо, это вещество близко по составу к гормону щитовидной железы. У некоторых асцидий у основания стенок желудка имеются особые складчатые выросты и дольчатые массы. Эта так называемая печень. Она соединяется с желудком особым протоком.

Кровеносная система асцидий незамкнутая. Сердце расположено на брюшной стороне тела животного. Оно имеет вид небольшой вытянутой трубки и состоит из двух слоев: внутреннего — миокарда и наружного — перикарда. Между ними имеется полость, окружающая сердце, — околосердечная сумка. От двух противоположных концов сердца отходит по крупному кровеносному сосуду. От переднего конца начинается жаберная артерия, которая тянется посередине брюшной стороны и посылает от себя многочисленные ветви к жаберным щелям, дающие между ними побочные маленькие веточки и окружающие жаберный мешок целой сетью продольных и поперечных кровеносных сосудов. От задней, спинной стороны сердца отходит кишечная артерия, дающая ветви к внутренним органам. Здесь кровеносные сосуды образуют широкие лакуны — пространства между органами, не имеющие собственных стенок, очень похожие по строению на лакуны двустворчатых моллюсков. Кровеносные сосуды заходят также в стенку тела. Даже в тунике имеются свои эпидермальные трубчатые сосуды, по которым циркулирует кровь. Вся система кровеносных сосудов и лакун открывается в жаберно-кишечный синус, иногда называемый спинным сосудом, с которым соединяются и спинные концы поперечных жаберных сосудов. Этот синус значителен по размерам и тянется посередине спинной части глотки. Всем туникатам, в том числе и асцидиям, свойственна периодическая смена направлений тока крови, так как их сердце поочередно сокращается в течение некоторого времени то сзади наперед, то спереди назад. Когда сердце сокращается от спинного отдела к брюшному, кровь движется по жаберной артерии к глотке, или жаберному мешку, где она окисляется и откуда поступает в жаберно-кишечный синус. Затем кровь проталкивается в кишечные сосуды и снова к сердцу так же, как это имеет место у всех позвоночных животных. При последующем же сокращении сердца направление тока крови меняется на обратное, и она течет, как у большинства беспозвоночных. Таким образом, тип кровообращения у туникат является переходным между кровообращением беспозвоночных и позвоночных животных. Кровь у асцидий кислая от большого содержания в ней серной кислоты. Имеются лимонно-желтые, оранжевые и бесцветные кровяные клетки, в которых содержится очень много ванадия. Он принимает участие в окислительно-восстановительных процессах в клетках крови, а также в образовании туники. Ранее предполагалось, что ванадий выполняет функцию железа в гемоглобине крови и является переносчиком кислорода, но это не подтверждается. Сейчас установлено, что в крови асцидий содержится кислорода не больше, чем в морской воде. Видимо, кислород поступает в кровь этих животных путем простой дуффузии.

Нервная система у взрослых асцидий чрезвычайно проста и развита менее, чем у личинки. Упрощение нервной системы происходит благодаря сидячему образу жизни взрослых форм. Нервная система состоит из надглоточного, или мозгового, ганглия, расположенного на спинной стороне тела между сифонами. От ганглия берут

начало 2—5 пар нервов, идущих к краям ротового отверстия, глотке и к внутренностям — кишечнику, половым органам и к сердцу, где имеется нервное сплетение. Между ганглием и спинной стенкой глотки имеется небольшая околонервная железка, проток которой впадает в глотку на дне ямки в особом мерцательном органе. Эту железку считают иногда гомологом нижнего придатка головного мозга позвоночных животных — гипофиза. Органы чувств отсутствуют, но, вероятно, ротовые щупальца имеют осязательную функцию. Тем не менее нервная система оболочников в сущности не примитивна. Личинки асцидий имеют спинномозговую трубку, лежащую над хордой и образующую вздутие на переднем конце. Это вздутие, по-видимому, соответствует головному мозгу позвоночных животных и содержит личиночные органы чувств — пигментированные глазки и орган равновесия, или статоцист. У некоторых видов сейчас обнаружен орган, воспринимающий давление. Когда личинка превращается во взрослое животное, вся задняя часть нервной трубки исчезает, а мозговой пузырь вместе с личиночными органами чувств распадается; за счет его спинной стенки и образуется спинной ганглий взрослой асцидии, а брюшная стенка пузыря образует околонервную железу. Как отмечал В. Н. Беклемишев, строение нервной системы оболочников является одним из лучших доказательств происхождения их от высокоорганизованных подвижных животных. Нервная система у личинок асцидий развита выше, чем у ланцетника, у которого отсутствует мозговой пузырь.

Специальных выделительных органов у асцидий нет. Вероятно, в какой-то степени в выделении принимают участие стенки пищеварительного канала. Однако у многих асцидий имеются особые так называемые рассеянные почки накопления, состоящие из особых клеток — нефроцитов, в которых накапливаются продукты выделения. Эти клетки располагаются характерным рисунком, часто группируются вокруг кишечной петли или гонад. Красновато-бурая окраска многих асцидий зависит именно от накопившихся в клетках экскретов. Только после смерти животного и распада тела продукты выделения освобождаются и выходят в воду. Иногда во втором колене кишки располагается скопление не имеющих выводных протоков прозрачных пузырьков, природа которых пока не ясна и в которых накапливаются конкреции, содержащие мочевую кислоту. У представителей семейства Molgulidae почка накопления — видоизмененный эпикард — усложняется еще больше и превращается в крупный изолированный мешочек, полость которого содержит конкреции. Большое своеобразие этого органа заключается в том, что почечный мешок видов этого семейства и некоторых других асцидий всегда содержит симбиотические грибки, которые не имеют даже отдаленных родственников среди других групп низших грибов. Грибки образуют тончайшие нити — мицеллы, оплетающие конкреции. Среди них присутствуют более толстые образования неправильной формы, иногда формируются спорангии со спорами. Эти низшие грибы питаются уратами — продуктами выделения асцидий, и их развитие освобождает последних от накопленных экскретов. Видимо, эти грибки необходимы асцидиям, так как даже ритм размножения у некоторых форм асцидий связан с накоплением экскретов в почках и с развитием симбиотических грибков. Как происходит перенос грибков от одной особи к другой, неизвестно. Яйца асцидий стерильны в этом отношении, а молодые личинки не содержат в почке грибков, даже когда экскреты уже накапливаются в них. Видимо, молодые животные вновь «заражаются» грибками из морской воды.

Асцидии — гермафродиты, т. е. у одной и той же особи имеются одновременно и мужские, и женские половые железы, или гонады. Яичники и семенники лежат по одному или по нескольку пар с каждой стороны тела, обычно в петле кишечника. Протоки их открываются в клоаку, так что клоакальное отверстие служит не только для выхода воды и экскретов, но и для выведения половых продуктов. Самооплодотворение у асцидий не происходит, так как яйца и сперма созревают в разное время. Оплодотворение чаще всего происходит в околожаберной полости, куда с током воды проникают сперматозоиды другой особи. Реже оно бывает снаружи. Оплодотворенные яйца выходят через клоакальный сифон, но иногда яйца развиваются в околожаберной полости и наружу выходят уже сформированные плавающие личинки. Такое живорождение характерно особенно для колониальных асцидий. Кроме полового размножения, для асцидий характерен и бесполый способ размножения путем почкования. При этом образуются разнообразные колонии асцидий. Строение асцидиозооида — члена колонии сложных асцидий — в принципе не отличается от строения одиночной формы. Но размеры их много меньше и обычно не превышают нескольких миллиметров. Тело асцидиозооида вытянуто в длину и разделено на два или три отдела (рис. 172, *Б*): в первом, грудном, отделе располагаются глотка и околожаберная полость, во втором — петля кишечника, а в третьем — выросты эпикарда, половые железы и сердце. Иногда разные органы располагаются несколько иначе.

Асцидиозооиды или могут быть рассеяны в общей тунике колонии, и тогда наружу выходят их и ротовые, и клоакальные отверстия, или располагаются правильными фигурами в виде колец или эллипсов (рис. 172, *А*). В последнем случае колония состоит из групп особей, обладающих самостоятельными ртами, но имеющих общую клоа-

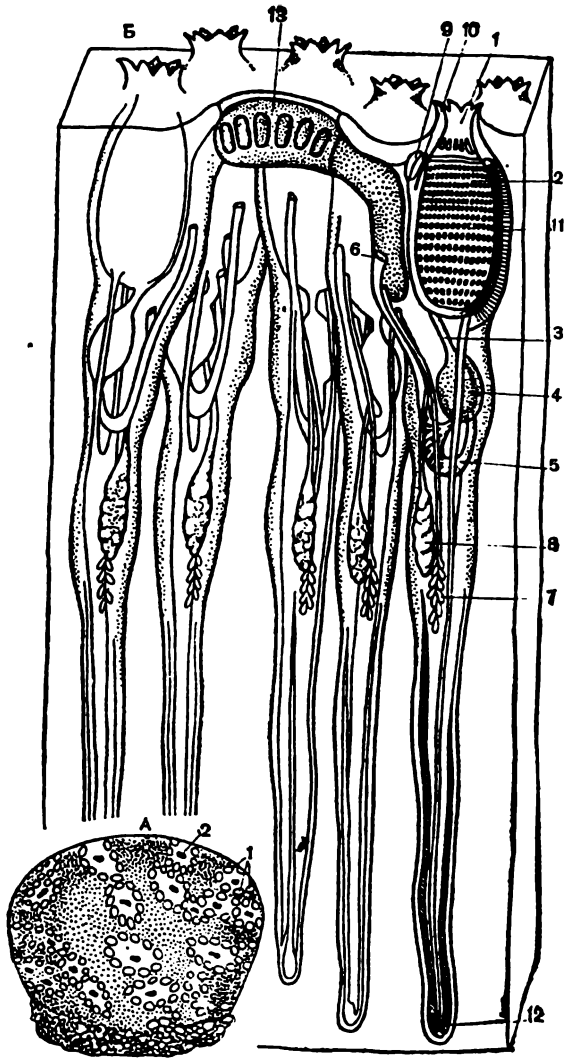


Рис. 172. Строение сложных асцидий.

А — внешний вид колонии: *1* — ротовые сифоны отдельных особей; *2* — выход общей клоакальной полости. *Б* — схема строения сложной асцидии: *1* — ротовой сифон; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — желудок; *5* — кишка; *6* — задний проход; *7* — семенник; *8* — яичник; *9* — нервный ганглий; *10* — околонервная железка; *11* — эндостиль; *12* — сердце с выростами перикарда; *13* — общая клоака с отверстиями клоакальных сифонов отдельных зооидов.

кальную полость с одним общим клоакальным отверстием, в которую открываются клоаки отдельных особей. Развитие асцидий, их бесполое и половое размножение будут описаны ниже.

Внутренние органы асцидий — кишечник, половые железы, сердце — лежат в первичной полости тела. Эта полость в процессе эмбрионального развития зародыша происходит от полости бластулы. Однако у них имеется и вторичная полость тела, или целом, но она сильно редуцирована. К целомическим образованиям относятся упомянутые выше небольшая полость околосердечной сумки и полость эпикарда. Целом асцидий, вероятно, гомологичен второй (воротничковой) паре целомических мешков полухордовых животных и иглокожих. Он образуется энтероцельным способом, т. е. путем выпячивания слепых карманов от энтодермального кишечника.

Строение пиросом. Пиросомы, или огнетелки, — это свободноплавающие колониальные пелагические оболочники (табл. 45). Свое название они получили из-за способности светиться ярким фосфорическим светом. По способу образования колонии пиросомы делятся на две группы — Pyrosomata fixata и Pyrosomata ambulata. Они представлены всего лишь двумя родами и десятком различных видов.

Из всех планктонных форм оболочников пиросомы ближе всего стоят к асцидиям. За исключением одного донного вида, это плавающие в воде колониальные асцидии. Каждая колония состоит из многих сотен отдельных особей — асцидиозоидов, заключенных в общую, часто очень плотную тунику (рис. 173, *А*). У пиросом все зооиды равноценны между собой и независимы в отношении питания и размножения. Колония имеет форму длинного вытянутого цилиндра с заостренным концом, имеющего внутри полость и открытого на широком заднем конце (рис. 173, *Б*). Снаружи пиросома покрыта небольшими мягкими шиповидными выростами. Важнейшее отличие колонии пиросом от колонии сидячих асцидий заключается еще и в строгой геометрической правильности формы колонии. Отдельные зооиды стоят перпендикулярно к стенке корпуса колонии. Их ротовые отверстия обращены наружу, а клоакальные находятся на противоположной стороне тела и открываются внутрь общей полости колонии. Отдельные маленькие асцидиозооиды захватывают своими ртами воду, которая, пройдя через их тело, попадает в полость корпуса. Движения отдельных особей согласованы между собой, причем эта согласованность движений возникает механическим путем, при отсутствии мышечных, сосудистых или нервных связей. В тунике пиросом от одной особи к другой протянуты механические волокна, соединяющие их двигательные мышцы. Сокращение мышцы одной особи дергает при помощи волокон туники другую особь и передает ей раздражение. Сокращаясь одновременно, маленькие зооиды проталкивают воду через полость колонии. При этом вся колония, похожая по форме на ракету, получив обратный толчок, движется вперед. Таким образом, пиросомы избрали для себя принцип реактивного движения. Такой способ движения используется не только пиросомами, но и другими пелагическими тунпкатами.

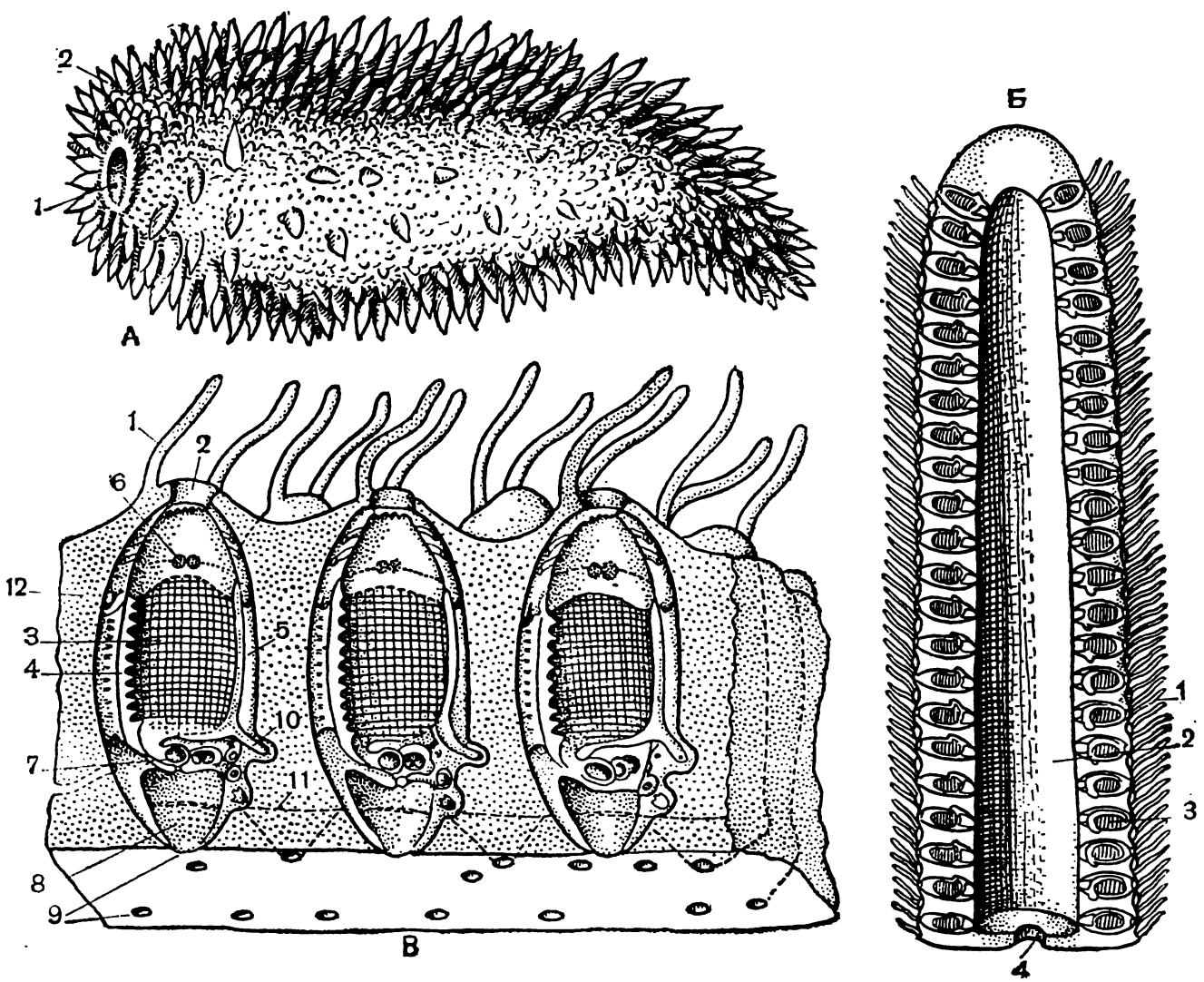
Туника пиросом содержит такое большое количество воды (у некоторых оболочников вода составляет 99% массы тела), что вся колония становится прозрачной, как будто стеклянной и почти невидима в воде. Однако встречаются и окрашенные в розовый цвет колонии. Такие пиросомы гигантских размеров — длина их достигает 2,5 и даже 4 м, а диаметр колонии 20—30 см — неодно-

кратно ловились в Индийском океане. Туника этих пиросом обладает настолько нежной консистенцией, что, попадая в планктонные сети, колонии обычно распадаются на отдельные куски. В 1969 г. около Новой Зеландии была сфотографирована пиросома Pirostremma spinosum длиной более 20 м, диаметр ее равнялся 1,2 м. Половина длины туловища приходилась на длинный отросток, отходящий от конца общего клоакального отверстия. Обычно же размеры пиросом значительно меньше — от 3 до 10 см длиной с диаметром от одного до нескольких сантиметров. По материалам научно-исследовательского судна «Витязь» описан новый род и вид пиросом — Propyrosoma vitjasi. Колония этого вида также имеет цилиндрическую форму, размером до 0,5 м. Сквозь розоватую мантию этой пиросомы, как темно-коричневые (вернее, темно-розовые у живых экземпляров) включения, просвечивают внутренности отдельных асцидиозооидов. Мантия имеет полужидкую консистенцию, и при повреждении поверхностного слоя вещество ее растекается в воде в виде тягучей слизи, а отдельные зооиды распадаются.

Строение асцидиозооида пиросом мало чем отличается от строения одиночной асцидии, за исключением того, что сифоны его располагаются на противоположных сторонах тела, а не сближены на спинной стороне (рис. 173, *В*). Размеры асцидиозооидов обычно составляют 3—4 мм, но у гигантских пиросом — до 20 мм. Тело их может быть сплющенным с боков или овальным. Ротовое отверстие окружено венчиком щупалец, или же может присутствовать только одно щупальце с брюшной стороны тела. Часто мантия перед ротовым отверстием, также с брюшной стороны, образует по небольшому бугорку или же довольно значительному выросту. За ртом следует крупная глотка, прорезанная жаберными щелями, число

Рис. 173. Строение пиросом.

А — внешний вид колонии: *1* — отверстие полости колонии; *2* — околоротовые выросты туники. *Б* — продольный разрез колонии: *1* — околоротовые выросты туники; *2* — полость колонии; *3* — зооиды; *4* — отверстие полости колонии. *В* — строение зооида пиросом: *1* — околоротовой вырост туники; *2* — ротовой сифон; *3* — глотка с жаберными щелями; *4* — спинная пластинка; *5* — эндостиль; *6* — светящиеся органы; *7* — кишечник; *8* — клоака; *9* — клоакальные отверстия; *10* — столон; *11* — волокнистые тяжи туники; *12* — общеколониальная туника.



которых может достигать 50. Эти щели располагаются или вдоль, или поперек глотки. Приблизительно перпендикулярно к жаберным щелям проходят кровеносные сосуды, число которых также варьирует от одного до 3—4 десятков. В глотке имеются эндостиль и спинные язычки, свешивающиеся в ее полость. Кроме того, в передней части глотки по бокам расположены светящиеся органы, представляющие собой скопления клеточных масс. У некоторых видов светящиеся органы есть еще и у клоакального сифона. Органы свечения пиросом заселены симбиотическими светящимися бактериями. Под глоткой лежит нервный ганглий, задняя часть которого играет роль светочувствительного органа. Имеется и околонервная железка, канал которой открывается в глотку. Мышечная система асцидиозооидов пиросом развита слабо. Довольно хорошо выражены кольцевые мышцы, расположенные вокруг ротового сифона, и незамкнутое кольцо мышц у клоакального сифона. Небольшие пучки мышц — спинной и брюшной — располагаются в соответствующих местах глотки и лучеобразно расходятся по бокам тела. Кроме того, есть еще пара клоакальных мышц. Между спинной частью глотки и стенкой тела имеется два кроветворных органа, представляющих собой продолговатые скопления клеток. Размножаясь путем деления, эти клетки превращаются в различные элементы крови — лимфоциты, амебоциты и пр.

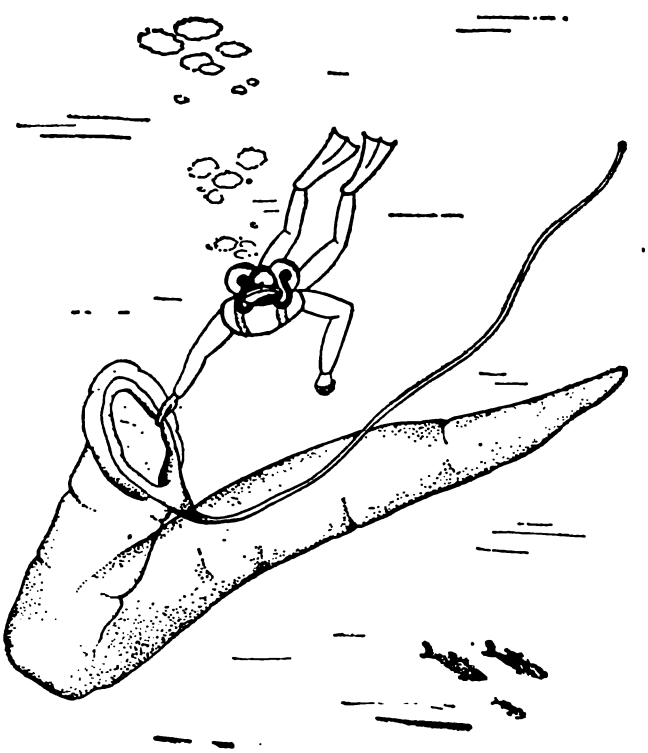
Пищеварительный отдел кишечника состоит из пищевода, отходящего от задней части глотки, желудка и кишки. Кишка образует петлю и открывается анальным отверстием в клоаку. На брюшной стороне тела лежит сердце, представляющее собой тонкостенный мешочек. Семенники и яичники своими протоками также открываются в клоаку, которая может быть более или менее вытянута и открывается клоакальным сифоном в общую полость колонии. В области сердца у асцидиозооидов пиросом имеется маленький пальцевидный придаток — столон. Он играет важную роль при формировании колоний. В результате деления столона в процессе бесполого размножения от него отпочковываются новые особи.

Строение сальп. Так же как и пиросомы, сальпы являются свободноплавающими животными и ведут пелагический образ жизни. Они делятся на два отряда — *бочоночников*, или *долиолид*, и *собственно сальп*. По внешнему виду это совершенно прозрачные животные в форме бочонка или огурца, на противоположных концах которого расположены ротовой и клоакальный сифоны.

Тело сальп одето нежной прозрачной туникой, иногда снабженной выростами разной длины. Под туникой, подобно обручам бочонка, просвечивают белесоватые ленты кольцевых мышц. Последовательно сокращаясь, мышцы проталкивают поступающую через рот воду по организму животного и выталкивают ее через выводной сифон. Как и пиросомы, все сальпы движутся, используя реактивный способ движения. Размеры сальп колеблются от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Самая крупная сальпа — Thetis vagina была поймана в Тихом океане. Длина ее тела (вместе с придатками) составляла 33,3 см.

Одни и те же виды сальп встречаются или одиночными формами, или в виде длинных цепочкообразных колоний. Такие цепочки сальп представляют собой соединенные друг с другом в ряд отдельные особи. Связь между зооидами в колонии собственно сальп, как анатомическая, так и физиологическая, чрезвычайно слаба. Члены цепочки как бы слипаются друг с другом прикрепительными сосочками, и по существу колониальность их и зависимость друг от друга едва выражены. Такие цепочки могут достигать длины более 1 м, но они легко разрываются на части, иногда и просто при ударе волны. Одиночные особи и особи, являющиеся членами цепочки, настолько сильно отличаются друг от друга и по величине, и по внешнему виду, что даже описывались старыми авторами под разными видовыми названиями. Представители же другого отряда — бочоночники, или долиолиды, наоборот, строят чрезвычайно сложные колонии. Для класса сальп в целом характерны сложные жизненные циклы со строгим чередованием поколений. Одиночные сальпы —

Рис. 174. Гигантская пиросома Pirostremma spinosum (Herdman), длиной до 20 м, обнаруженная в водах Новой Зеландии.



это не что иное, как появившиеся из яиц бесполые особи, которые, почкуясь, дают начало колониальному поколению.

У видов отряда долиолид бочонки широко открыты на обоих концах (рис. 175). На одном конце располагается ротовой сифон, а на противоположном — анальный. Оба отверстия окружены чувствительными бугорками. Восемь мышечных лент образуют замкнутые обручи. Они опоясывают тело бочоночников на определенном расстоянии друг от друга. Внутренность бочонка поделена косой перегородкой, или спинным выростом, на две полости. Передняя полость — глотка, задняя — клоака. Рот ведет в огромную глотку, занимающую почти весь объем тела. В отличие от асцидий, боковые стенки глотки бочоночников сплошные, и только задняя стенка, которая отгораживает полость глотки от клоаки, пронизана двумя сходящимися рядами жаберных щелей, число которых может достигать двух сотен. Щели соединяют глотку прямо с клоакой, а особые околожаберные полости, которые имеются у асцидий, здесь отсутствуют. От них остается только одна клоакальная полость. На дне глотки имеется эндостиль, а по спинной стороне, как и у других рассмотренных нами туникат, проходит продольный вырост — спинная пластинка. Кишечник, очень укороченный, расположен на брюшной части перегородки между двумя полостями. Он состоит из короткого пищевода, переходящего в колбообразный желудок, к спинке которого примыкают пищеварительная железа и кишка. Кишка открывается анальным отверстием в клоаку.

Нервная система состоит из расположенного над глоткой мозгового ганглия, от которого отходят нервы. Рядом с желудком лежит сердечный мешок. От сердца отходят кровеносные сосуды. Как и у всех оболочников, имеются незамкнутые лакуны, расположенные неправильной сетью, по которым циркулирует кровь.

Бочоночники — гермафродиты. У них имеется один яичник и один семенник. Половые железы лежат по одну сторону от желудка и также открываются протоками в клоакальную полость. В яичнике развивается одновременно одно—три крупных яйца диаметром до 250 мкм, содержащих небольшое количество желтка.

Органы выделения отсутствуют. Вероятно, их функцию выполняют некоторые клетки крови, в которых найдены желтовато-коричневые конкреции. Током крови эти конкреции переносятся в область желудка, где они концентрируются, проникают затем в кишку и выбрасываются из организма. У некоторых сальп, например у Cyclosalpa, найдены скопления ампуловидных клеток, очень похожих на таковые у асцидий. Они располагаются также в области кишечника и, видимо, играют роль почек накопления. Однако это еще не установлено окончательно.

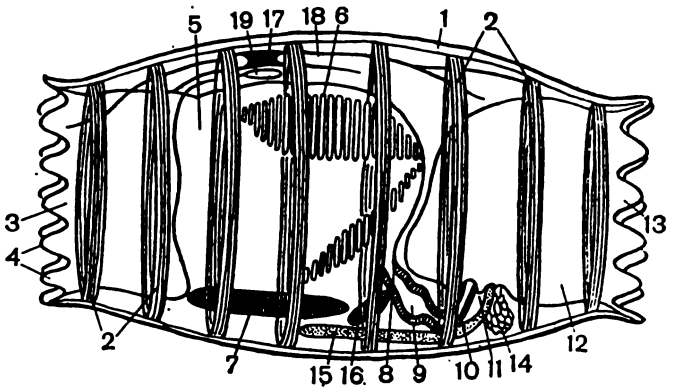


Рис. 175. Строение бочоночника:

1 — туника; *2* — мышечные кольца; *3* — ротовой сифон; *4* — щупальца; *5* — глотка; *6* — жаберные щели; *7* — эндостиль; *8* — пищевод; *9* — желудок; *10* — кишка; *11* — задний проход; *12* — клоака; *13* — клоакальный сифон со щупальцами; *14* — яичник; *15* — семенник; *16* — сердце; *17* — нервный ганглий; *18* — нервы; *19* — околонервная железка.

Только что описанное строение тела относится к половому поколению бочоночников. Бесполые же особи не имеют половых желез. Для них характерно наличие двух отростков. Один из них, почкородный столон, как и у пиросом, располагается на брюшной стороне тела и называется брюшным столоном; второй отросток — спинной.

Собственно сальпы по строению очень похожи на бочоночников и отличаются от них только в деталях (рис. 176, *А*, *Б*). По внешнему виду это также прозрачные цилиндрообразные животные, сквозь стенки тела которых хорошо просвечивает компактный, обычно оливкового цвета желудок. Туника сальп может давать разнообразные выросты, иногда довольно длинные у колониальных форм. Как уже указывалось, мышечные обручи у них незамкнутые, а количество их может быть больше, чем у бочоночников. Кроме того, клоакальное отверстие несколько сдвинуто на спинную сторону, а не лежит прямо на заднем конце тела, как у бочоночников. Перегородка между глоткой и клоакой пронизана всего двумя жаберными щелями, но зато эти щели огромны по размерам. И наконец, мозговой ганглий у сальп развит несколько сильнее, чем у бочоночников. У сальп он имеет сферическую форму, с подковообразным вырезом на спинной стороне. Здесь помещается довольно сложно устроенный пигментированный глазок.

Сальпы и бочоночники обладают способностью светиться. Органы свечения у них очень похожи на органы свечения пиросом и представляют собой скопления клеток, расположенных на брюшной стороне в области кишечника и содержащих симбиотические светящиеся бактерии. Особенно сильно органы свечения развиты у видов рода Cyclosalpa, светящихся более интенсивно, чем другие виды. У них образуются так называемые

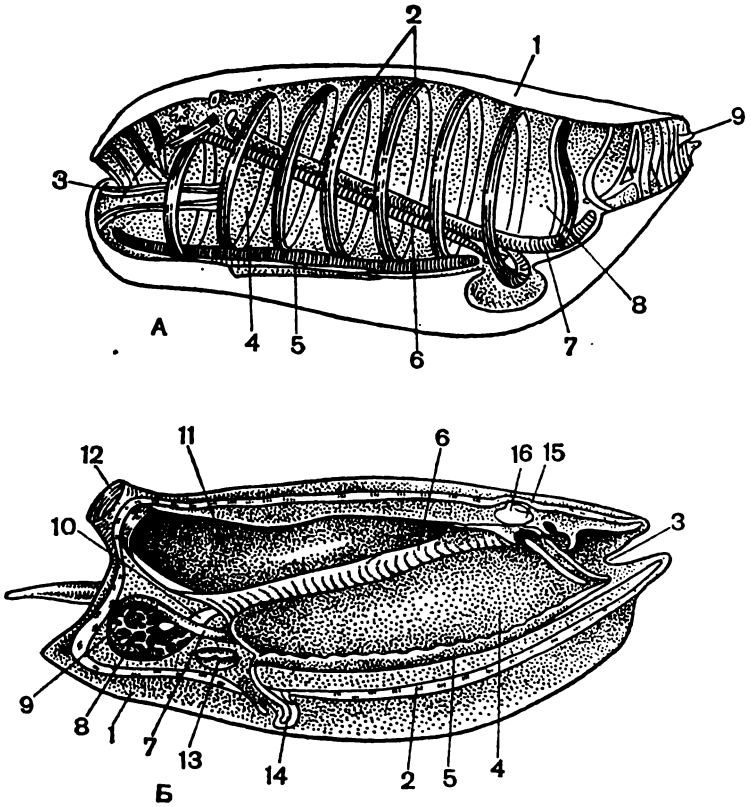


Рис. 176. Внешнее и внутреннее строение сальпы.

А — внешний вид: *1* — туника; *2* — мышечные тяжи; *3* — ротовой сифон; *4* — глотка; *5* — эндостиль; *6* — жаберное отверстие; *7* — кишка; *8* — клоака; *9* — клоакальный сифон.
Б — строение сальпы: *1* — туника; *2* — мантия; *3* — ротовой сифон; *4* — глотка; *5* — эндостиль; *6* — жабра; *7* — пищевод; *8* — желудок; *9* — пищеварительная железа; *10* — кишка; *11* — клоака; *12* — клоакальный сифон; *13* — сердце; *14* — столон; *15* — нервный ганглий; *16* — глаз.

боковые органы, расположенные по бокам с каждой стороны тела.

Строение аппендикулярий. Аппендикулярии — очень мелкие прозрачные свободноплавающие животные. В отличие от остальных оболочников, они никогда не образуют колоний. Личинки аппендикулярий не подвергаются в процессе развития регрессивному метаморфозу, т. е. упрощению строения тела. Взрослая аппендикулярия по строению очень похожа на личинку асцидии (см. с. 269). Как уже говорилось, хорда сохраняется у аппендикулярий в течение всей жизни, и это позволяет некоторым исследователям думать, что аппендикулярии возникли как неотенические личинки асцидий или бочоночников.

Животные свободно помещаются внутри выстроенных ими домиков. Аппендикулярии, как правило, очень мелкие организмы. Длина их тельца обычно составляет 0,5—2 мм, редко достигает 7 мм. Однако хвост может быть длиннее туловища во много раз. Домик же аппендикулярии превышает длину тела хозяина в 5—15 раз, а объем — до 300 раз. Поскольку домики аппендикулярий очень легко разрушаются, трудно поймать неповрежденные организмы. Сейчас, при наблюдении с погружаемых аппаратов, удалось обнаружить на глубине 120—375 м аппендикулярий, длина тела которых составляла 6—8 см, а мешковидный домик достигал длины 70—100 см.

Тело аппендикулярий распадается на округлое туловище и хвост (рис. 177, *А*). Хвост прикрепляется к брюшной стороне в виде длинной тонкой пластинки. Аппендикулярия держит его повернутым на 90° вокруг его длинной оси и подогнутым на брюшную сторону. Вдоль середины хвоста по всей его длине проходит хорда — эластический тяж, состоящий из 20 крупных клеток. По бокам от хорды имеются две мышечные ленты, каждая из которых образована десятком гигантских клеток. Для аппендикулярий вообще характерно постоянство клеточного состава различных органов. Подобное явление известно и у некоторых беспозвоночных, например у коловраток и нематод.

На переднем конце туловища лежит рот, ведущий в объемистую глотку (рис. 177, *Б*). Глотка сообщается непосредственно с внешней средой двумя продолговато-овальными жаберными отверстиями, или стигмами. Околожаберной полости с клоакой, как у асцидий, у аппендикулярий нет. По брюшной стороне глотки проходит эндостиль, на противоположной, спинной стороне — продольный спинной вырост. Кишечник, который напоминает подковообразную изогнутую трубку, состоит из пищевода, короткого мешковидного желудка и короткой задней кишки, открывающейся наружу анальным отверстием на брюшной стороне тела.

На брюшной стороне тела под желудком лежит сердце. Оно имеет форму продолговато-овального баллона, плотно прилегающего спинной стороной к желудку. К переднему отделу туловища от сердца идут кровеносные сосуды — брюшной и спинной. В переднем отделе глотки они соединяются при помощи кольцевого сосуда. Имеется система лакун, по которым, как и по кровеносным сосудам, проходит кровь. Кроме того, по спинной и брюшной сторонам хвоста также проходит по кровеносному сосуду. Сердце у аппендикулярий, как и у остальных оболочников, периодически меняет направление тока крови, сокращаясь в течение нескольких минут то в одном, то в другом направлении. При этом оно работает очень быстро, делая до 250 сокращений в 1 мин.

Нервная система состоит из крупного надглоточного мозгового ганглия, от которого отходит назад спинной нервный ствол, достигающий конца хвоста и проходящий над хордой. У самого основания хвоста нервный ствол образует вздутие — небольшой нервный узелок. Несколько таких же нервных узелков, или ганглиев, имеется на протяжении всего хвоста. К спинной стороне мозгового ганглия тесно примыкает маленький орган равновесия — статоцист, а на спинной стороне глот-

ки имеется небольшая ямка. Ее обычно принимают за орган обоняния. Других органов чувств у аппендикулярий нет.

Специальные органы выделения отсутствуют.

Аппендикулярии — гермафродиты, у них имеются и женские, и мужские половые органы. В задней части туловища располагается яичник, тесно сжатый с двух сторон семенниками. Сперматозоиды выводятся из семенников наружу через отверстия на спинной стороне тела, а яйца попадают в воду только после разрыва стенок тела. Таким образом, после откладки яиц аппендикулярии погибают. Исключение составляет только один вид — Oikopleura dioica, который является раздельнополым.

Все аппендикулярии строят чрезвычайно характерные домики, являющиеся результатом выделения их кожного эпителия (рис. 177, *А*). Этот высокоспециализированный эпителий, состоящий из крупных железистых клеток, покрывает переднюю часть туловища в виде своеобразной мозаики. Домик несколько заострен спереди, толстостенный, студенистый и совершенно прозрачный. Сначала он вплотную прилегает к телу, а затем отстает от него так, что животное может свободно двигаться внутри домика. Домик и есть туника, но у аппендикулярий она не содержит целлюлозы, а состоит из хитина — вещества, близкого по строению к роговому веществу. На переднем и заднем концах домик снабжен несколькими отверстиями. Находясь внутри домика, аппендикулярия производит хвостом волнообразные движения, благодаря чему в домике образуется ток воды, и вода, выходя из него, заставляет домик двигаться в противоположную сторону. На той стороне домика, в которую он движется, наверху имеются два отверстия, затянутые очень частой решеткой с длинными узкими щелями. Ширина этих щелей 9—46 мкм, а длина 65—127 мкм. Решетка представляет собой фильтр для поступающих с водой внутрь домика пищевых частиц. Аппендикулярии питаются только тем мельчайшим планктоном, который проходит через отверстия решетки. Обычно это организмы размером 3—20 мкм. Более крупные частички, рачки, радиолярии и диатомовые водоросли не могут проникнуть внутрь домика.

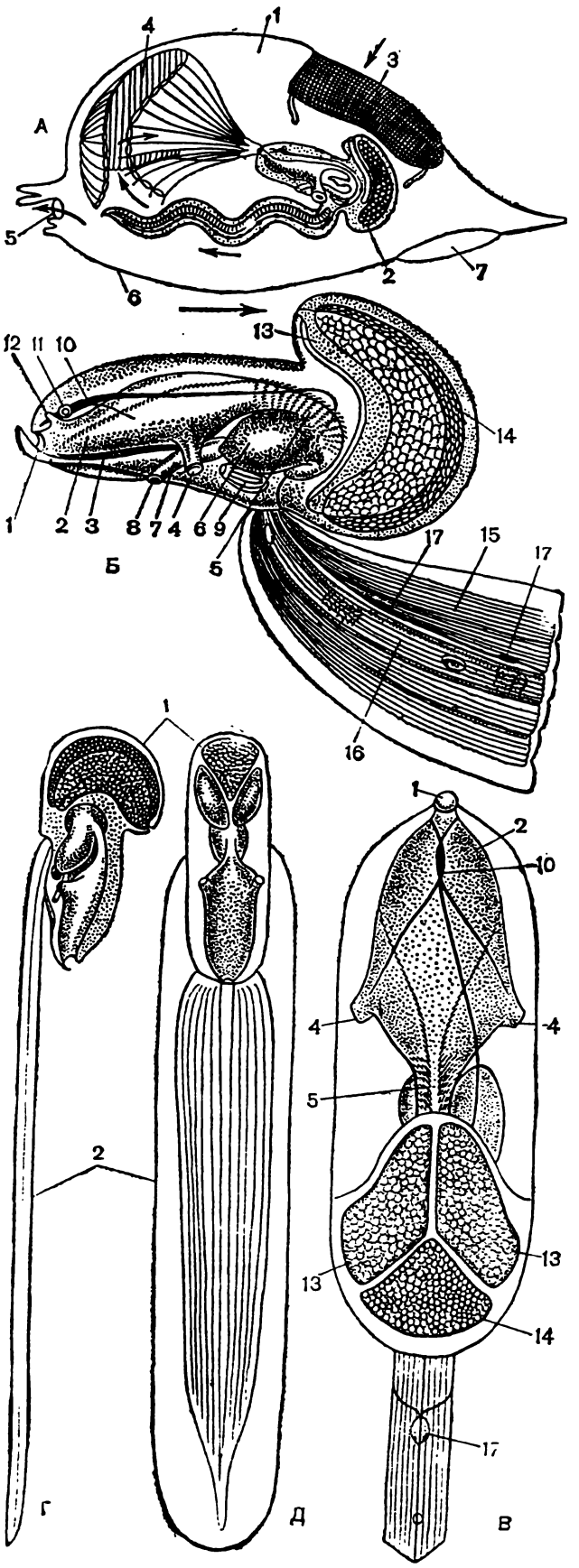


Рис. 177. Строение аппендикулярий.

А — домик аппендикулярий: *1* — домик; *2* — аппендикулярия; *3* — фильтр у входного отверстия домика; *4* — воронкообразное приспособление для лова добычи; *5* — выходное отверстие домика; *6* — стенка домика; *7* — отверстие для бегства. *Б*, *В* — строение аппендикулярии (*Б* — вид сбоку, *В* — вид со спинной стороны): *1* — рот; *2* — глотка; *3* — эндостиль; *4* — жаберное отверстие, *5* — пищевод; *6* — желудок; *7* — кишка; *8* — задний проход; *9* — сердце; *10* — нервный ганглий и спинной нерв; *11* — статоцист; *12* — мерцательная ямка; *13* — семенник; *14* — яичник с яйцами; *15* — мышцы хвоста; *16* — хорда; *17* — нервные ганглии хвоста. *Г*, *Д* — внешний вид животного без домика (*Г* — вид сбоку, *Д* — вид со спинной стороны): *1* — тельце; *2* — хвост. Стрелками показано направление тока воды и движения домика.

Ток воды, поступив внутрь домика, попадает в новую решетку, по форме напоминающую вершу и заканчивающуюся на конце мешковидным каналом, за который аппендикулярия держится ртом. Бактерии, мельчайшие жгутиковые, корненожки и другие организмы, прошедшие через первый фильтр, собираются на дне канала, и аппендикулярия питается ими, делая время от времени глотательные движения. Но тонкий передний фильтр быстро засоряется. У некоторых видов, например у Oikopleura rufescens, он перестает работать уже через 4 ч. Тогда аппендикулярия покидает испорченный домик и выделяет вместо него новый, делая так 6—8 раз в сутки. На постройку нового домика уходят считанные минуты, по некоторым наблюдениям — даже меньше 1 мин, и аппендикулярия снова начинает отфильтровывать мельчайший (менее 20 мкм) планктон. За время работы домик успевает пропустить примерно 100 $см^3$ воды. Для того чтобы покинуть домик, аппендикулярия пользуется так называемой «калиткой для бегства». Стенка домика в одном месте сильно утончена и превращена в пленку. Пробив ее ударом хвоста, животное быстро покидает домик, для того чтобы тут же выстроить новый. Домик аппендикулярии очень легко разрушается при фиксации или при механическом воздействии, и его поэтому можно видеть только у живых организмов.

Размножение и развитие оболочников. Размножение оболочников представляет собой удивительный пример того, какие необычайно сложные и фантастические жизненные циклы животных могут быть в природе. Всем оболочникам, кроме аппендикулярий, свойствен как половой, так и бесполый способ размножения. В первом случае новый организм образуется из оплодотворенного яйца. Но у оболочников при этом развитие до взрослой особи происходит с глубокими преобразованиями в строении личинки в сторону ее значительного упрощения. При бесполом же размножении новые организмы как бы отпочковываются от материнской особи, получая от нее зачатки всех основных органов.

Все половые особи оболочников — гермафродиты, т. е. они обладают как мужскими, так и женскими половыми железами. Созревание мужских и женских половых продуктов всегда происходит в разное время, и поэтому самооплодотворение невозможно. Мы уже знаем, что у асцидий, сальп и пиросом протоки половых желез открываются в клоакальную полость, а у аппендикулярий сперматозоиды выходят в воду через протоки, открывающиеся на спинной стороне тела, тогда как яйца могут выйти наружу только после разрыва стенок тела, что ведет к гибели животного. Оплодотворение у большинства оболочников происходит в клоаке, но имеется и наружное, когда сперматозоид встречается с яйцеклеткой в воде и там ее оплодотворяет. У сальп и пиросом образуется только по одному яйцу, которое оплодотворяется и развивается в теле матери. Следует подчеркнуть, что приобретение пелагическими туникатами подвижности привело к утрате ими развитой свободноплавающей личинки. У сложных и у большинства одиночных асцидий оплодотворение яиц происходит в клоакальной полости матери, куда с током воды через сифоны проникают сперматозоиды других особей, а оплодотворенные яйца выводятся через анальный сифон. Иногда зародыши и развиваются в клоаке и лишь потом выходят наружу, т. е. имеет место своего рода живорождение.

Сидячим организмам для их успешного размножения необходимо, чтобы яйцеклетки и сперматозоиды у соседних особей созревали одновременно. Эта синхронизация достигается тем, что половые продукты, выведенные наружу первыми половозрелыми особями, с током воды попадают через вводной сифон к соседним животным и в короткий срок стимулируют начало их размножения на значительных территориях. Особую роль при этом играет околонервная железа, сообщающаяся с полостью глотки, воспринимающая соответствующий сигнал из воды. Через нервную систему она ускоряет созревание гонад.

Размножение и развитие аппендикулярий. У аппендикулярий живорождение неизвестно. Отложенное яйцо (около 0,1 мм в диаметре) начинает дробиться целиком, и вначале дробление идет равномерно. Все стадии эмбрионального развития — бластулу, гаструлу и др. — аппендикулярии проходят очень быстро, и в результате развивается массивный зародыш. У него уже имеется тельце с глоточной полостью и мозговым пузырьком и хвостовой придаток, в котором располагаются в ряд друг за другом 20 клеток хорды. К ним примыкают мышечные клетки. Затем из 4 клеток формируется и нервная трубка, залегающая вдоль всего хвоста над хордой.

На такой стадии личинка покидает яйцевую оболочку. У нее имеются зачатки всех органов. Пищеварительная полость зачаточна. Нет ни рта, ни анального отверстия, но мозговой пузырек со статоцистом — органом равновесия — уже имеется. Хвост личинки располагается в продолжении передне-задней оси ее тела, и его правая и левая стороны обращены соответственно вправо и влево.

Далее следует превращение личинки во взрослую аппендикулярию. Формируется кишечная петля, которая растет к брюшной стенке тела, где она открывается наружу анусом. В это же время глотка растет и вперед, достигает внешней поверхности и прорывается ротовым отверстием. Образуются бранхиальные трубки, которые открываются наружу с двух сторон тела жаберными отверстиями и также соединяют полость глотки

с внешней средой. Развитие пищеварительной петли сопровождается оттеснением хвоста с самого конца тела на его брюшную сторону. В это же время хвост поворачивается вокруг своей оси на 90° влево, так что его спинной гребень оказывается с левой стороны, а правая и левая стороны хвоста обращены теперь вверх и вниз. Нервная трубка вытягивается в нервный тяж, формируются нервные узелки, и личинка превращается во взрослое животное.

Все процессы, происходящие во время метаморфоза личинок аппендикулярий, протекают с большой скоростью. Личинка вылупляется из яйца еще до окончания своего сформирования. Такая скорость развития не вызывается воздействием каждый раз каких-то внешних причин. Она определяется внутренней природой этих животных и является наследственной.

Как мы увидим дальше, взрослые аппендикулярии по строению очень похожи на личинок асцидий. Только некоторые детали строения отличают их друг от друга. Существует точка зрения, что аппендикулярии всю жизнь остаются на личиночной стадии развития, но личинка их приобрела способность к половому размножению. Такое явление известно в науке под названием н е о т е н и и. Широко известен пример амфибии амбистомы, личинки которой, называемые аксолотлями, способны к половому размножению. Среди беспозвоночных животных неотения встречается, например, у некоторых червей, ракообразных, пауков и насекомых. Половое размножение на личиночных стадиях иногда бывает выгодным для вида. Получается возможность размножения и выживания в необычных условиях. При этом значительно сокращается расход энергии, затрачиваемой организмом на завершение полного превращения личинки во взрослую особь, а скорость созревания увеличивается. В некоторых случаях неотения в качестве существенного фактора эволюции приводила к возникновению новых прогрессивных филогенетических линий.

Размножение и развитие асцидий. Развитие асцидий происходит более сложным путем. Яйца асцидий, как правило, богаты желтком. Дробление их имеет явно билатеральный характер, что характерно для хордовых животных. Когда из яйцевой оболочки выходит личинка, она вполне похожа на взрослую аппендикулярию (рис. 178, *А*). Она так же, как и аппендикулярия, напоминает по внешнему виду головастика, удлиненно-овальное тельце которого несколько сжато с боков, а хвостик вытянут. Личинка скоро окружается туникой, которая на тельце животного залегает в два слоя, на хвосте — в один, а вдоль спинной и брюшной сторон хвоста образует тонкий плавник. В хвосте личинки асцидий особенно ярко проявляется план строения хордовых. По его оси проходит хорда, образованная рядом расположенных друг за другом упругих цилиндрических клеток, в числе около 40. Нервная система личинки залегает над хордой в виде нервной трубки, которая образует на переднем конце тела мозговой пузырек. В нем помещаются личиночные органы чувств — довольно сложно устроенный глаз и одноклеточный орган равновесия, или статоцист, в котором лежит твердая гранула — статолит. У личинок некоторых асцидий развивается своеобразный чувствительный орган, соединяющий в себе и функцию органа равновесия, и фоторецепторную, — фотолит. Он состоит из двух частей — статоциста с темным статолитом, играющим роль пигментной чаши, и расположенного рядом пучка светочувствительных клеток. В последнее время в мозговом пузырьке личинки Cnemidocarpa finmarkiensis было выявлено еще одно чувствительное образование, воспринимающее давление.

Под хордой в хвосте тянется тонкий тяж — рудимент первичной кишки, который быстро исчезает в процессе развития личинки. По наблюдениям А. О. К о в а л е в с к о г о, как только личинки начинают плавать, клетки «хвостового кишечника» обособляются, округляются и превращаются в будущие кровяные тельца. По бокам от хорды проходят две мышечные ленты, состоящие из небольшого числа клеток. На передней части спинной стороны тела личинки располагается рот, ведущий в глотку, стенки которой пронизаны несколькими рядами жаберных щелей. Но, в отличие от аппендикулярий, жаберные щели даже у личинок асцидий открываются не прямо наружу, а в особую околожаберную полость, зачатки которой в виде двух выпячивающихся с поверхности тела мешочков хорошо видны с каждой стороны тела. Они называются перибранхиальными выпячиваниями. На переднем конце тела личинки видны три липких прикрепительных сосочка.

Вначале личинки свободно плавают в воде, двигаясь при помощи колебательных движений хвоста, и при этом вращаются вокруг своей главной оси. Размеры их тела достигают одного или нескольких миллиметров. Специальные наблюдения показали, что личинки плавают в воде недолго — от 2 ч до 5 суток. Они не питаются. За это время они могут преодолевать расстояния до 1 км, хотя большинство их оседает на дно сравнительно недалеко от родителей. Однако и в этом случае наличие свободноплавающей личинки способствует расселению неподвижных асцидий на значительные расстояния и помогает им распространяться по всем морям и океанам.

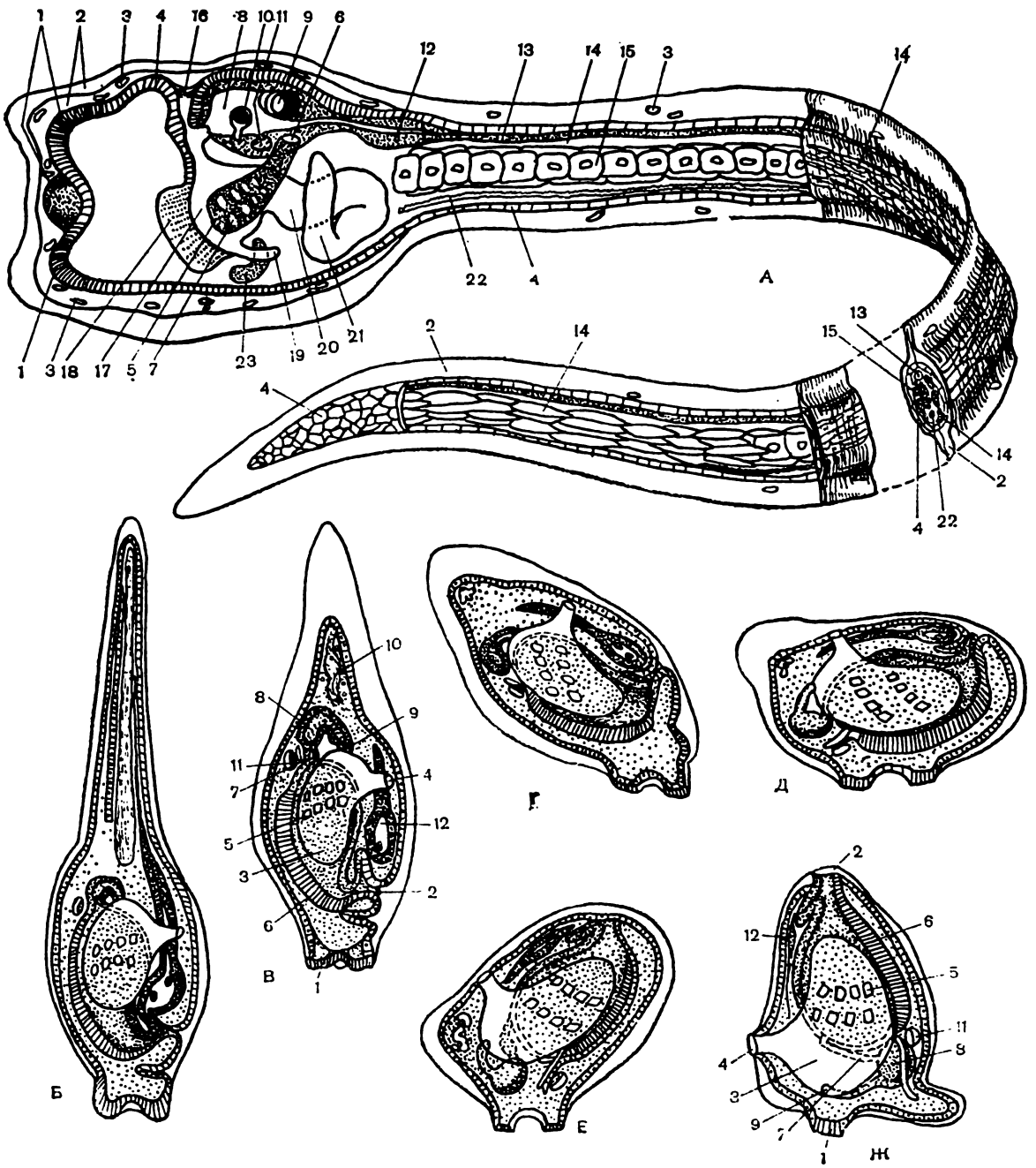
Оседая на дно в подходящем месте, личинка прикрепляется при помощи липких сосочков к различным твердым предметам. Таким образом, личинка садится передним концом тела, и с этого момента она начинает вести неподвижный, прикрепленный образ жизни. В связи с этим происходит ко-

ренная перестройка и значительное упрощение строения тела (рис. 178, *Б—Ж*). Хвост очень быстро втягивается — у некоторых видов за 6—15 мин. Остатки хорды, статоцист и глаз исчезают постепенно — в течение нескольких дней. Вместо мозгового пузырька остаются только нервный ганглий и околонервная железка. Тело принимает мешковидную форму. Оба перибранхиальных впячивания начинают сильно разрастаться по бокам глотки и окружают ее. Два отверстия этих полостей постепенно сближаются на спинной стороне и сливаются в одно клоакальное отверстие. В эту полость и открываются образующиеся вновь жаберные щели. Кишка также открывается в клоаку.

Садясь на дно передней частью, на которой находится рот, личинка асцидий попадает в очень невыгодное положение в смысле захвата пищи. Поэтому у осевшей личинки наступает еще одно важное изменение в общем плане строения тела: рот ее начинает медленно перемещаться снизу

Рис. 178. Строение и превращение личинки асцидий.

А — строение личинки асцидий: *1* — прикрепительные сосочки; *2* — туника (на тельце — двуслойная); *3* — свободные клетки туники; *4* — эпидермис; *5* — перибранхиальная полость; *6* — отверстие перибранхиальной полости; *7* — жаберные отверстия; *8* — мозговой пузырек; *9* — глаз; *10* — статоцист; *11* — рецептор давления; *12* — висцеральный ганглий; *13* — нервная трубка; *14* — мускульные клетки; *15* — хорда; *16* — рот; *17* — глотка; *18* — эндостиль; *19* — эпикард; *20* — желудок; *21* — кишечник; *22* — рудимент первичного кишечника; *23* — сердце. *Б — Ж* — превращение личинки асцидий во взрослую особь: *1* — прикрепительные сосочки; *2* — рот; *3* — перибранхиальная полость; *4* — отверстие перибранхиальной полости; *5* — жаберные щели в глотке; *6* — эндостиль; *7* — пищевод; *8* — желудок; *9* — задний проход; *10* — рудимент хвоста; *11* — сердце; *12* — нервная трубка с остатками мозгового пузырька и личиночных органов чувств.



вверх и в конце концов располагается на самом верхнем конце тела (рис. 178, *Г—Д*). Перемещение рта происходит по спинной стороне животного и влечет за собой смещение всех внутренних органов. Перемещающаяся глотка толкает перед собой мозговой ганглий, который в конце концов ложится на спинной стороне тела между ртом и клоакой. На этом заканчивается превращение, в результате которого животное оказывается совершенно не похожим по внешнему виду на собственную личинку.

У асцидий сильно развита способность восстанавливать утраченные части тела. Например, нижняя часть тела может восстанавливать утраченную верхнюю часть, могут заново возникнуть внутренние органы или даже целый организм может быть воссоздан после глубокой дегенерации особей, возникающей в результате неблагоприятных экологических условий, из массы клеточного материала. Видимо, эта особенность привела к возникновению большого разнообразия форм бесполого размножения у асцидий путем или поперечного деления, или разных способов почкования, что и обеспечило им успех в борьбе за существование.

У асцидии имеется простое поперечное деление надвое, но оно встречается очень редко, в то время как множественное деление, или с т р о б и л я ц и я, весьма характерно для сложных асцидий. У этих асцидий тело расчленено на два или три отдела — торакальный (грудной), абдоменальный (брюшной) и постабдоменальный. Поперечное деление тела на отдельные фрагменты происходит только в абдомене и постабдомене — или порознь, или в обеих частях вместе. Большое значение при этом имеет вырост эпикарда, заходящий в задние отделы тела асцидиозооида и дающий при делении начало большинству внутренних органов нового организма. В начале стробиляции брюшной отдел тела сильно удлиняется, в нем накапливаются питательные вещества, которые получаются в результате большего или меньшего распада грудного отдела материнской особи. Затем происходит разделение брюшного отдела на несколько фрагментов, обычно называемых почками, из которых возникают новые особи. Отделившийся грудной фрагмент при этом восстанавливает нижнюю часть тела. У Amaroecium вскоре после оседания личинки на субстрат сильно увеличивается и развивается задняя часть ее тела и образуется постабдомен, в который смещается сердце. Когда длина постабдомена начинает намного превышать длину тела личинки, происходит его отрыв от материнской особи и разделение на 3—4 части, из которых образуются молодые почки — бластозооиды. Они перемещаются вперед и располагаются рядом с материнским организмом, сердце в котором образуется заново. Развитие бластозооидов происходит неравномерно, и когда одни из них уже закончили его, другие только начинают развиваться.

Образовавшаяся из личинки асцидия может размножаться и другим бесполым способом — посредством почкования. Начало новым индивидам при этом могут дать разные части тела материнского организма, и в зависимости от этого различаются четыре разных вида почкования. Наиболее часто встречается так называемое с о с у д и с т о е почкование, когда новые зооиды развиваются на сосудах туники. При этом развиваются стелющиеся по субстрату разветвленные столоны, отходящие от подошвы почкующихся особей. Они образованы эпидермальными кровеносными сосудами туники и одеты ее тонким слоем. Концы таких трубчатых столонов образуют гроздевидные расширения, внутри которых скапливаются кровяные клетки. Они отделяются от столонов и превращаются в почки. Клеточная масса почки при этом организуется во внутренний пузырек, покрытый эпителиальным слоем клеток, который дает начало всем внутренним органам нового развивающегося из почки организма — бластозооида. В покровах тела почки образуются два впячивания — ротовой и клоакальный сифоны, которые прорываются соответственно в глотку и в клоаку. Так происходит, в частности, у Clavelina lepadiformis. При этом у нее не образуется колоний. Получившиеся в результате почкования особи вполне самостоятельны, но живут тесными группами, сростками, очень характерными для асцидий. У других видов почки не отделяются от столона и новые, развившиеся из них зооиды связаны единым кровообращением. Это уже настоящая колония, она есть, например, у Ecteinascidia tortugensis (табл. 46).

Кроме сосудистого почкования, возможны также и другие его виды — п и л о р и ч е с к о е, с т о л о н и а л ь н о е и п а л л е а л ь н о е. При пилорическом почковании, которое встречается только у видов семейства Didemnidae, в абдоменальном отделе материнского асцидиозооида развиваются сразу две почки, разобщенные друг от друга. В них входят кожные покровы, эпикард и кишечник материнского организма. Одна из почек — зачаток грудного отдела. В ней развивается глотка, пронизанная жабрами, и нервная система. Вторая почка дает начало брюшному отделу с пищеводом, желудком и кишечником, а также сердцем. После того как почки разовьются, материнская особь делится так, что ее грудной отдел соединяется с новым брюшным отделом, развившимся из почки. и, наоборот, новый грудной отдел соединяется с материнским абдоменом. Получаются два наполовину новых индивидуума. В других случаях каждая почка развивается в полноценную особь, достраивая недостающую часть. Такое почкование может начинаться еще во время эмбрионального развития, и личинка, вы-

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 41—48

Таблица 41. Забота о потомстве у различных видов иглокожих:

1 — голотурия Cladodactyla crocea с молодью на спине;
2 — голотурия Psolus ephippifer с крупными пластинками на спине, прикрывающими выводковые камеры;
3 — морская звезда Trophodiscus uber с молодью на спине;
4 — морская звезда Pteraster obscurus с молодью, вылезающей через покровы;
5 — морской еж Ctenocidaris nutrix с маленькими ежами вокруг рта;
6 — самка морского ежа абатуса Филиппа (Abatus philippii) с молодью на спине.

Таблица 42. Иглокожие больших глубин Тихого океана.

Морские лилии:
1 — Bathycrinus pacificus.
Морские ежи:
9 — морской еж яйцевидный (Aeropsis fulva);
10 — Pourtalesia tanneri.
Голотурии:
2 — психропотес (Psychropotes raripes);
3 — пелопатидес подошвообразный (Paelopatides solea);
4 — голотурия жесткая (Ypsilothuria bitentaculata);
5 — скотоплянес Меррея (Scotoplanes murrayi);
6 — эльпидия курильская (Elpidia kurilensis).
Морские звезды:
7 — астроклес Astrocles actinodetus;
8 — стираказтер Styracaster horridus.

Таблица 43. Глубоководные иглокожие:

1 — бесстебельчатые морские лилии, сидящие на горгониевом коралле (Вершина подводной горы ИОАН в районе Каролинских островов, глубина 1500 м);
2 — морская звезда из отряда бризингид (Склон подводной горы ИОАН в районе Каролинских островов, глубина 1640 м);
3 — бесстебельчатые морские лилии, сидящие на стеклянной губке (Подводная гора в северо-восточной части Атлантического океана, глубина 1210 м);
4 — морские ежи Dormechinus horridus (Склон подводной горы Безрукова вблизи Западно-Австралийского хребта в Индийском океане, глубина 700 м). Фотографии сделаны с советского подводного обитаемого аппарата «Пайсис».

Таблица 44. Представители фауны гидротермальных вод (район Галапагосских островов, глубина 2450 м):

1 — погонофоры (Riftia pachyptila) с трубками длиной до 3 м;
2 — двустворчатые моллюски калиптогены великолепные (Calyptogena magnifica) длиной до 25 см.

Таблица 45. Пелагические оболочники:

1 — колония сальп Thalia sp.;
2 — сальпа большая (Salpa maxima) (агрегатная форма);
3 — бочоночник Doliolum rarum;
4, 5 — Pyrosoma sp.;
6 — Thalia democratica;
7 — сальпа большая (Salpa maxima) (одиночная форма);
8 — колония сальп Cyclosalpa bakeri.

Таблица 46. Оболочники.

Одиночные асцидии.
1 — Phallusia mammillata;
2 — халоцинтия бугорчатая (Halocynthia roretzi);
4 — стиела Styela clavata;
5 — Ascidia virginea;
6 — Boltenia ovifera;
8 — Distomus variolosus;
9 — Boltenia echinata;
11 — Clavelina lepadiformis;
14 — халоцинтия оранжевая (Halocynthia aurantium);
16 — Ciona intestinalis;
17 — Chelyosoma macleayanum;
18 — Pyura setosa;
19 — P. discoveryi;
20 — Styela plicata.
Колониальные асцидии:
3 — Gynandrocarpa placenta;
7 — Sarcobotrylloides racemosum;
10 — Ecteinascidia tortugensis;
12 — Sycozoa umbellata;
13, 15 — Botryllus schlosseri.

Таблица 47. Асцидии:

1 — халоцинтия оранжевая (Halocynthia aurantium);
2 — халоцинтия бугорчатая (H. roretzi);
3 — скопление разных видов асцидий на дне Белого моря;
4 — стиела (Styela rustica);
5 — колониальная тропическая асцидия;
6 — колониальная асцидия ботриллюс бугорчатый (Botryllus tuberatus).

Таблица 48. Ветвистоусые ракообразные:

1 — водяная блоха дафния (Daphnia pulex);
2 — битотрефес Bythotrephes longimana;
3 — диафанозома Diaphanosoma brachyurum;
4 — босмина Bosmina longirostris;
5 — эвадне Evadne nordmanni;
6 — церкопагис Cercopagis socialis;
7 — хидорус Chydorus sphaericus;
8 — полифемус Polyphemus pediculus;
9 — камптоцеркус Camptocercus rectirostris;
10 — сида Sida crystallina;
11 — макротрикс Macrothrix hirsuticornis;
12 — цериодафния Ceriodaphnia reticulata;
13 — моина Moina rectirostris;
14 — лептодора Leptodora kindtii;
15 — симоцефалюс Simocephalus vetulus;
16 — голопедиум Holopedium gibberum;
17 — метанауплиус лептодоры Leptodora kindtii;
18 — каспиэвадне Caspievadne maximovitchi.

Таблица 41. Забота о потомстве у различных видов иглокожих

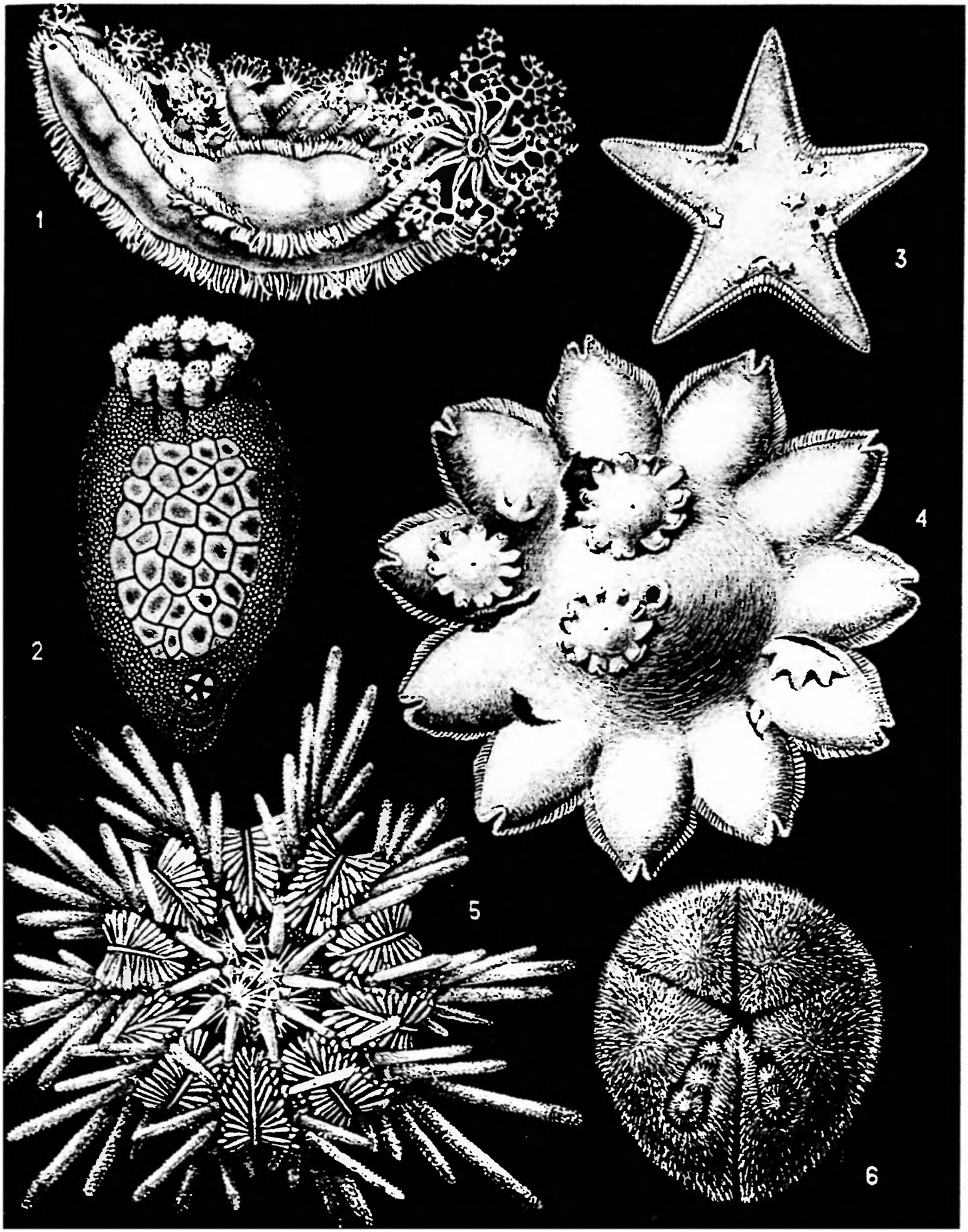
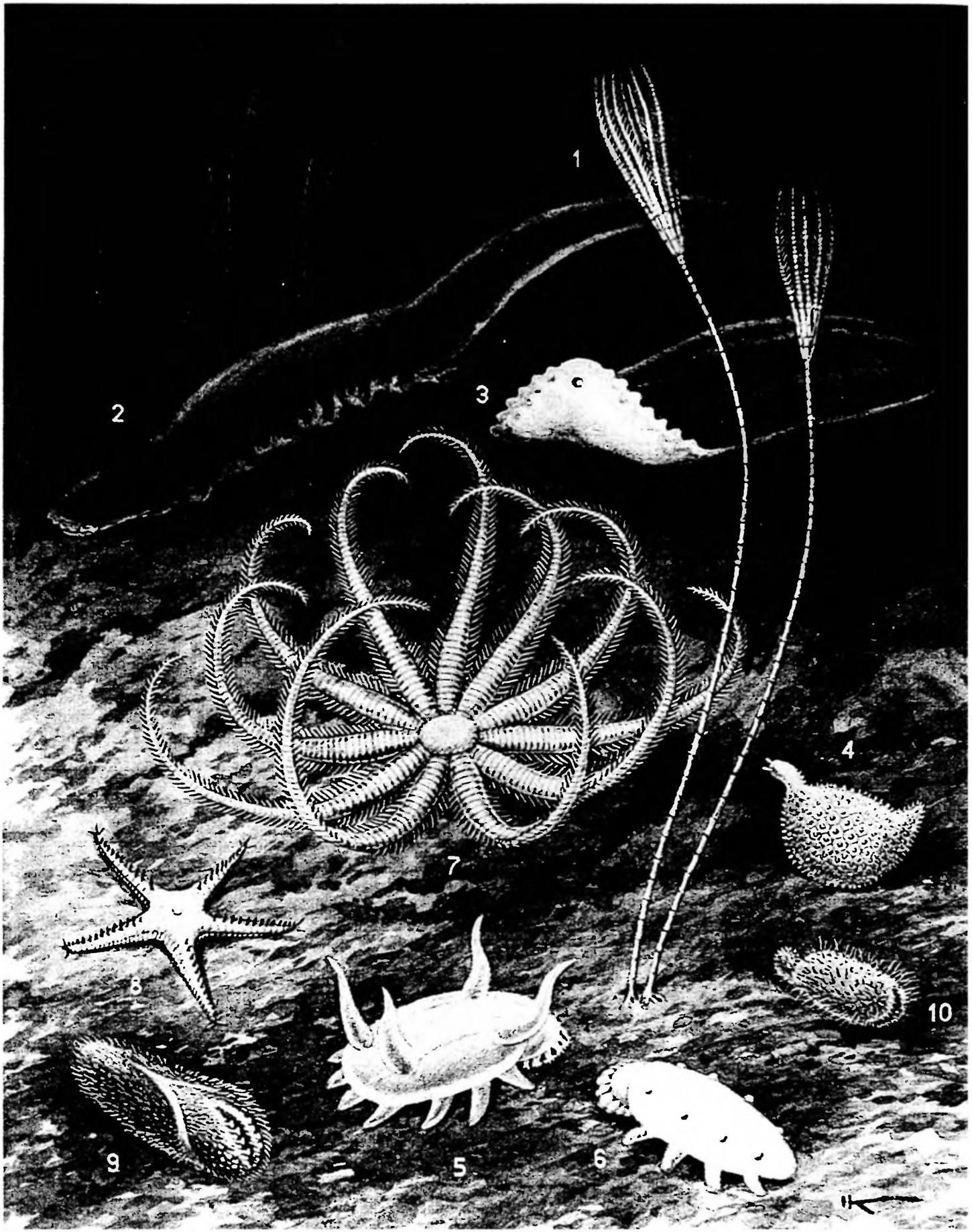
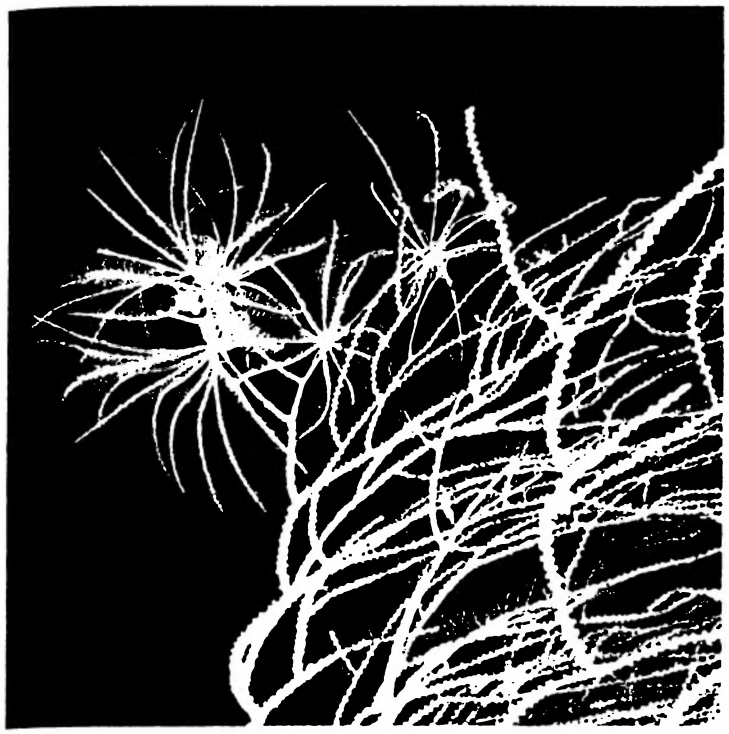


Таблица 42. Иглокожие больших глубин Тихого океана

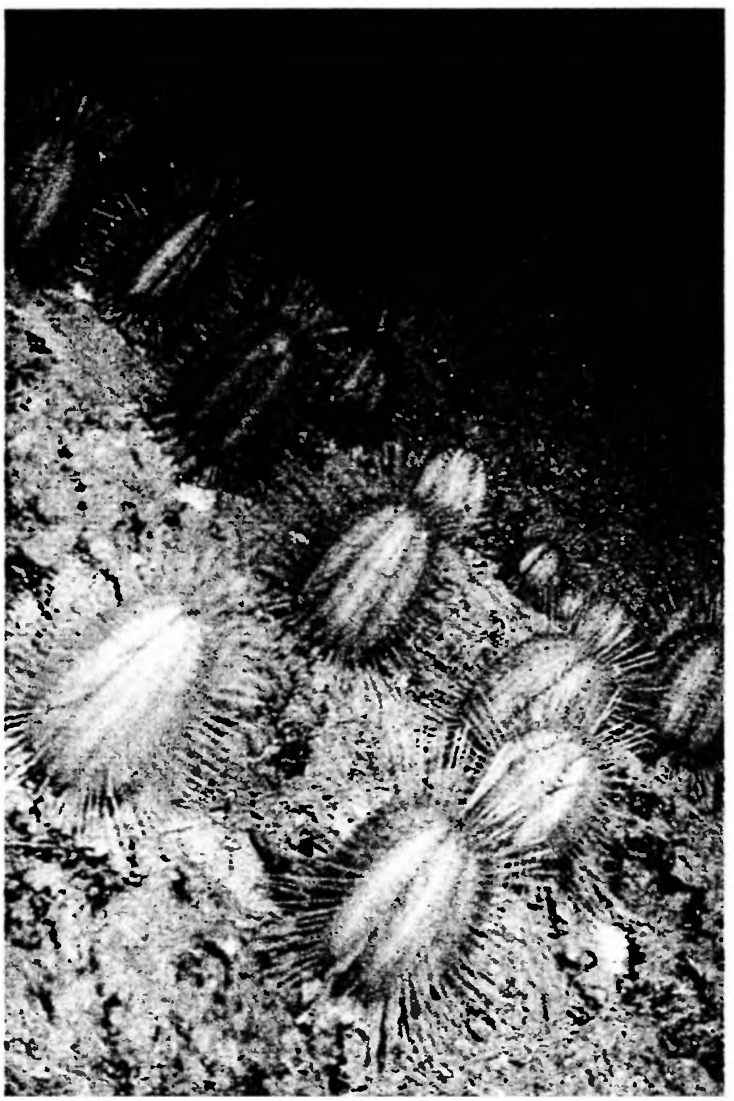




1

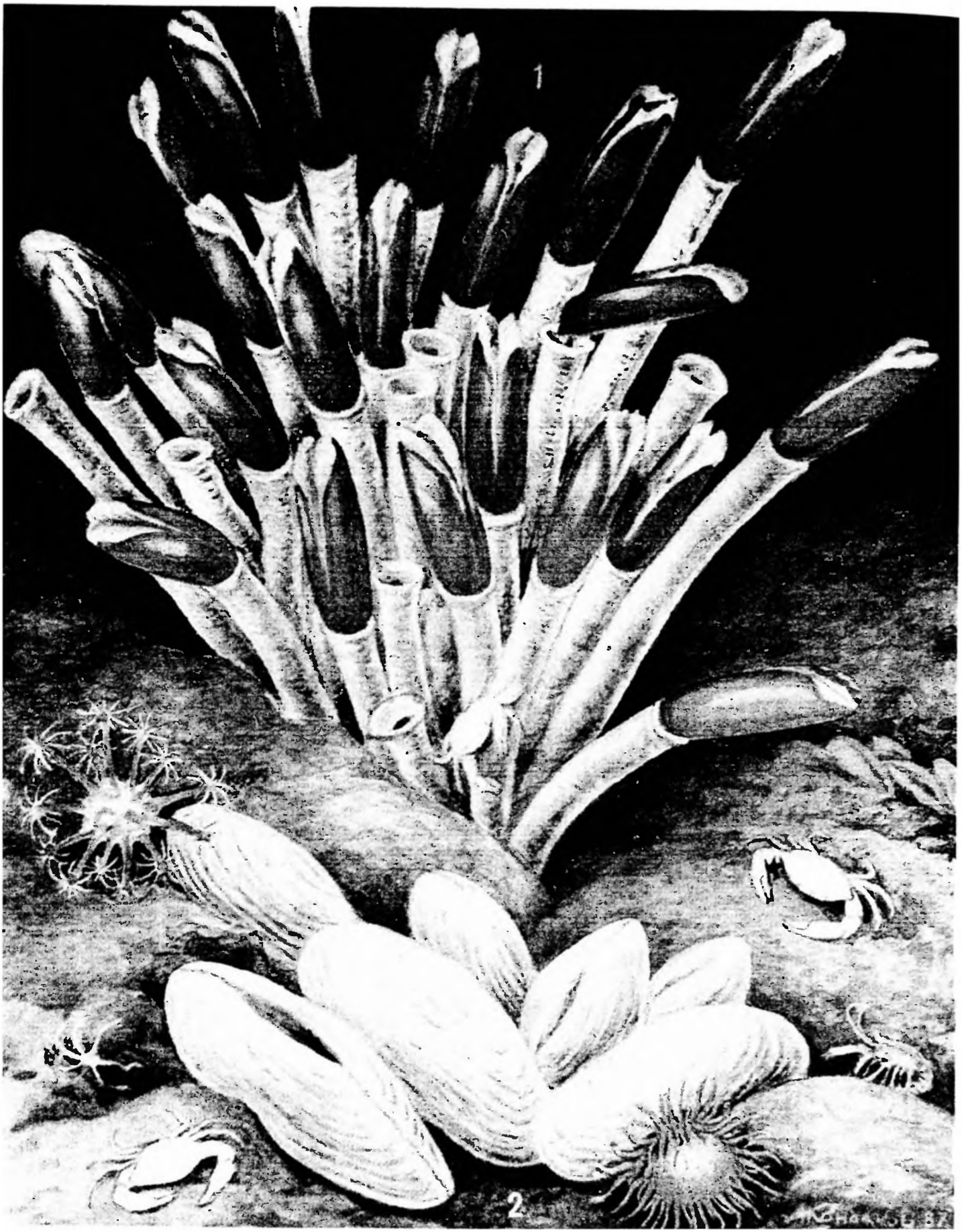
2

3



4

Таблица 44. Представители фауны гидротермальных вод



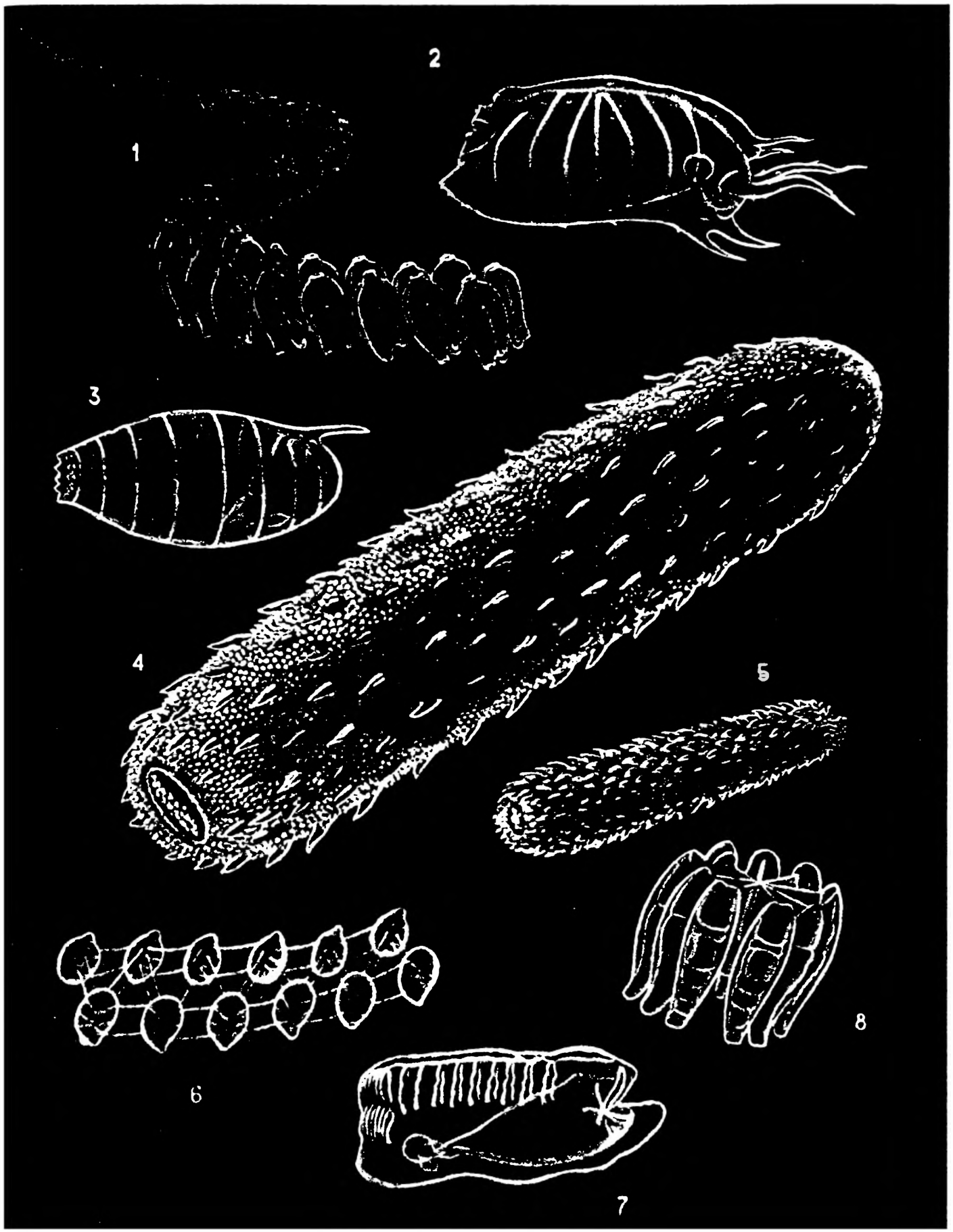
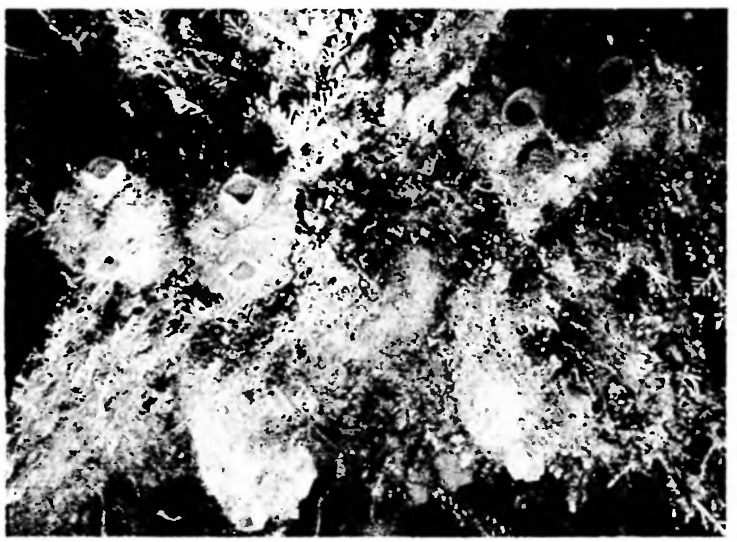

1
2
3
4
5
6
7
8

Таблица 46. Оболочники

1

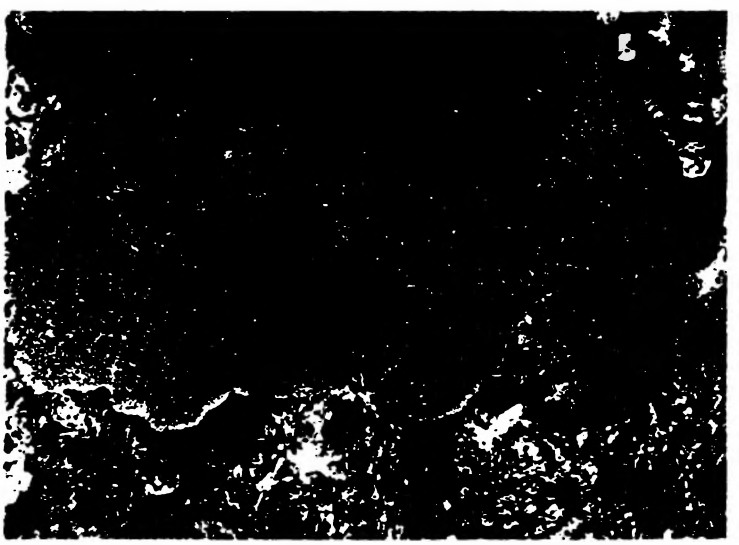
2

3



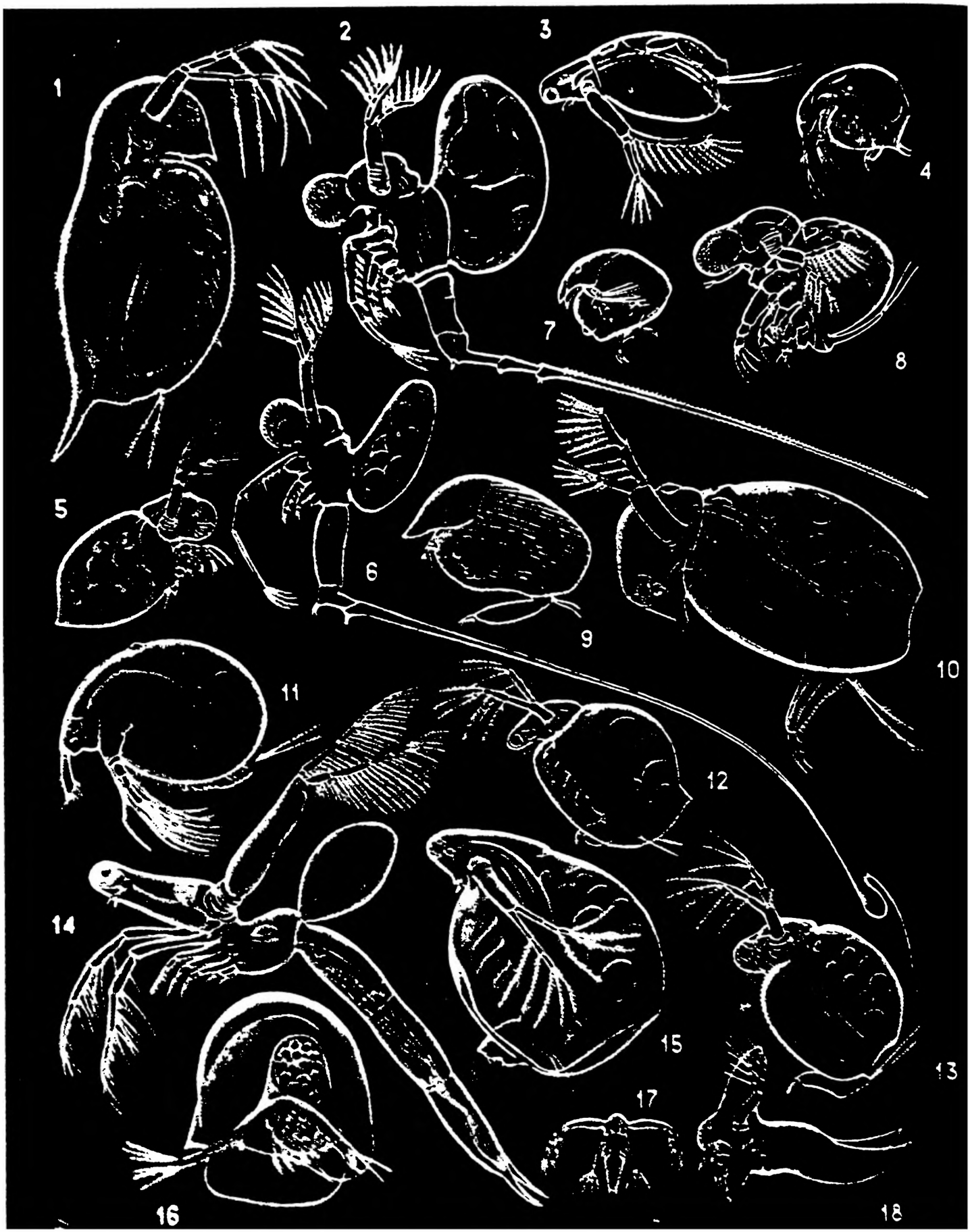
4

5



6

Таблица 48. Ветвистоусые ракообразные



шедшая из яйца, уже содержит две или четыре почки. Наконец, могут развиваться столоны из наружного эпидермиса материнской особи, в которые заходят выросты задней стенки глотки — эпикарда, а также большое количество мезенхимных клеток. Такой почкородный столон начинает делиться еще во время эмбрионального развития и дает до 9—14 почек, которые, обособившись, сразу вырастают и вместе с материнской особью — оозооидом образуют колонию из 10—15 зооидов. По истечении определенного срока оозооид погибает, а бластозооиды приступают с бесполому размножению. При этом некоторые почки развиваются в половозрелые бластозооиды, а некоторые продолжают оставаться бесполыми и дают следующее поколение почек. Такое почкование называется столониальным и характерно только для видов одного семейства — Polycitoridae. Иногда при этом способе почкования возникают сложные жизненные циклы. Так, взрослые зооиды асцидий из рода Distaplia могут размножаться только половым путем. Еще в эмбриональном состоянии оозооид, развившийся из яйцеклетки, отделяет от себя первичную почку, которая, будучи еще совершенно незрелой, вновь разделяется на три — вторичные — почки. Из этих почек одна развивается во взрослый бластозооид с половыми зачатками, а две другие, оставаясь бесполыми, вновь делятся и дают по три почки третьего поколения бластозооидов, из которых одна также вырастает во взрослую особь. Так продолжается многократно, и число индивидуумов в колонии увеличивается. Только при определенных условиях половозрелые бластозооиды могут приступить к половому размножению. Если такие условия отсутствуют, роль взрослых особей сводится к питанию колонии. Вообще же у асцидий жизненные циклы просты, и четко выраженного чередования поколений с разными способами размножения у них еще нет, а оозооиды и бластозооиды очень сходны по строению.

Существует еще один способ почкования — паллеальное, или мантийное, который встречается у более высокоорганизованных асцидий, в том числе и у одиночных. Почкуются, как правило, взрослые особи. В этом случае на боках тела животного образуются длинные цилиндрические отростки эпидермиса, в которые входят трубчатые выросты наружной стенки перибранхиальной полости, а между ними накапливаются отдельные клетки. Маленькие асцидии, развивающиеся на этих столонах, сохраняют связь с материнским организмом, и стебельки их почек превращаются в кровеносные сосуды, образуя единую сеть в колонии. Однако в некоторых случаях может происходить отрыв почек и образование самостоятельных одиночных асцидий.

Итак, процессы почкования у асцидий чрезвычайно разнообразны. Иногда даже близкие виды одного рода обладают разными способами почкования. Некоторые асцидии способны образовывать покоящиеся, остановившиеся в своем развитии почки, которые позволяют им переживать неблагоприятные условия, в частности перезимовывать. Как мы видели, у разных видов асцидий из разных семейств почка или может отрываться от столона и давать начало дочерней одиночной асцидии (у одиночных видов), или она остается сидеть на столоне, вырастает, вновь начинает почковаться, и в конце концов образуется новая колония (у колониальных видов). Если бластозооиды в ней связаны слабо, только при помощи столона, они достигают гораздо более крупных размеров (но обычно меньших, чем одиночные асцидии), чем в случае их тесной связи, когда размеры бластозооида не превышают нескольких миллиметров.

Интересно, что почки у колониальных форм с общей студенистой туникой всегда отделяются внутри нее, но не остаются на месте, на котором они образовались, а передвигаются сквозь толщу туники на окончательное место. Почка всегда прокладывает себе дорогу к поверхности туники, куда и открываются ее ротовое и анальное отверстия. У одних видов эти отверстия открываются независимо от отверстий других почек, у других наружу открывается только один рот, тогда как клоакальное отверстие открывается в общую для нескольких зооидов клоаку (рис. 172, *Б*). Иногда при этом могут образовываться длинные каналы. У многих видов зооиды образуют тесный кружок вокруг общей клоаки, а те, которые не поместились в нем, выталкиваются прочь и дают начало новому кружку зооидов и новой клоаке. Такое скопление зооидов образует так называемый кормидий.

Иногда кормидии устроены очень сложно и имеют даже общую колониальную сосудистую систему. Кормидий окружается кольцевым кровеносным сосудом, в который впадает от каждого зооида по два сосудика. Кроме того, такие сосудистые системы отдельных кормидиев сообщаются и между собой, и возникает сложная общеколониальная сосудистая система, так что все асцидиозооиды оказываются связанными между собой. Как видим, связь между отдельными членами колоний у разных сложных асцидий может быть очень простой, когда отдельные особи вполне самостоятельны и погружены в общую тунику, а почки обладают, кроме того, способностью передвигаться в ней. Или она может более или менее усложняться, вплоть до высокой степени интегрированности колоний, с единой кровеносной системой, синхронно протекающими жизненными процессами (созревание, размножение, отмирание бластозооидов), с механизмами внутренней регуляции числа индивидов и поколений в ее составе. В последнем случае возникает своего рода колониальный организм.

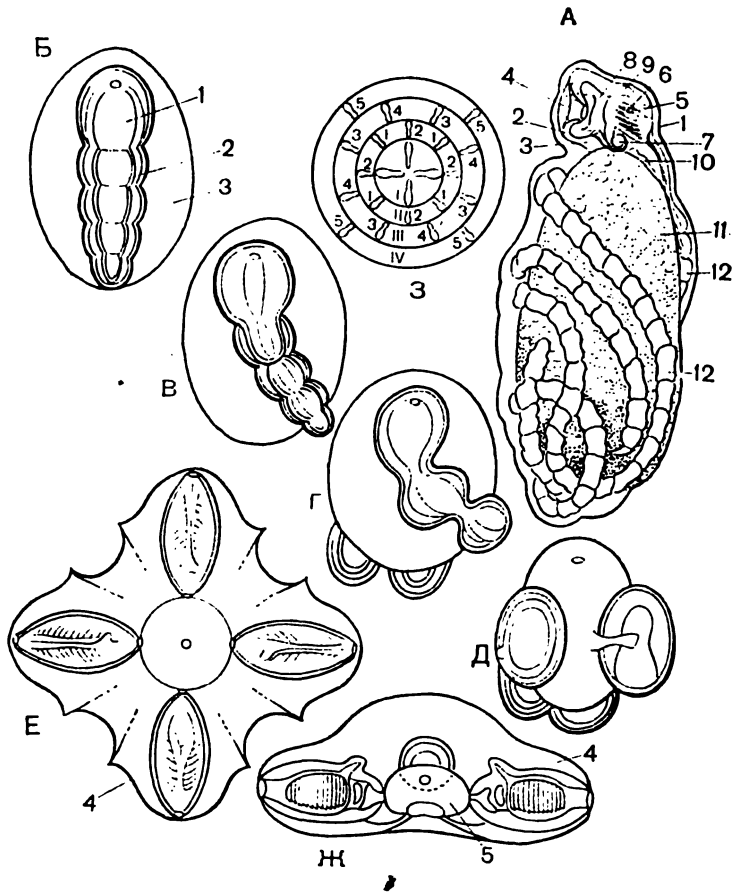


Рис. 179. Размножение и развитие пиросом.

А — строение циатозооида: *1* — яйцевая оболочка; *2* — циатозооид; *3* — туника; *4* — клоакальный сифон; *5* — ротовой сифон; *6* — глотка с жаберными щелями и эндостилем; *7* — пищеварительный отдел кишечника; *8* — клоака; *9* — нервный ганглий; *10* — сердце; *11* — желток; *12* — первичный столон с почками. *Б* — *Ж* — схема образования первичной колонии: *1* — циатозооид; *2* — столон с четырьмя первичными почками; *3* — желток; *4* — первичная колония с четырьмя асцидиозооидами; *5* — полость колонии. *З* — последовательность развития асцидиозооидов в колонии пиросом (в центре — четыре первичных асцидиозооида): *1—5* — вторичные асцидиозооиды в порядке их образования; *I — IV* — кольцевые ряды асцидиозооидов.

При почковании у асцидий наблюдается следующее интересное явление. Как известно, в процессе эмбрионального развития различные органы организма животного возникают из разных, но совершенно определенных частей эмбриона (зародышевых листков) или слоев тела зародыша, составляющих его стенку на самых первых стадиях развития.

У большинства организмов имеется три зародышевых листка: наружный, или эктодерма, внутренний, или энтодерма, и средний, или мезодерма. У зародыша эктодерма покрывает тело, а энтодерма выстилает внутреннюю кишечную полость и обеспечивает его питание. Мезодерма осуществляет связь между ними. В процессе развития из эктодермы, как общее правило, образуются нервная система, кожные покровы, а у асцидий и околожаберные мешки; из энтодермы — пищеварительная система и органы дыхания; из мезодермы — мышцы, скелет и половые органы. При различных способах почкования у асцидий это правило нарушается. Например, при паллеальном почковании всем внутренним органам (в том числе и желудку и кишечнику, возникающим из энтодермы эмбриона) дает начало вырост околожаберной полости, являющийся по своему происхождению образованием эктодермическим. И наоборот, в случае, когда в состав почки входит вырост эпикарда, который, видимо, следует рассматривать как целом, бóльшая часть внутренних органов, в том числе и нервная система и околожаберные мешки, образуется как производное мезодермы.

Размножение и развитие пиросом. Пиросомы также обладают способом размножения путем почкования. Но у них почкование происходит с участием специального постоянного выроста тела — почкородного столона. Оно характеризуется и тем, что происходит на очень ранних стадиях развития. Яйца пиросом очень крупны — до 0,7 мм и даже до 2,5 мм и богаты желтком. В процессе их развития образуется первый индивид — так называемый циатозооид. Циатозооид соответствует оозооиду асцидий, т. е. он является бесполой материнской особью, развившейся из яйца. Он очень рано перестает развиваться и разрушается. Всю основную часть яйцеклетки занимает питательный желток, на котором и развивается циатозооид.

У Propyrosoma vitjasi на желточной массе располагается циатозооид, который представляет собой вполне развитую асцидию размером в среднем около 5,5 мм (рис. 179, *А*). Есть даже маленькое ротовое отверстие, которое открывается наружу под яйцевой оболочкой. В глотке имеется 10—13 пар жаберных щелей и 4—5 пар кровеносных сосудов. Кишечник сформирован полностью и открывается в клоаку, сифон имеет форму широкой воронки. Имеется также нервный ганглий с околонервной железой и сердце, которое энергично пульсирует. Кстати, все это говорит о происхождении пиросом от асцидий. У других видов в период максимального развития циатозооида можно различить лишь зачатки глотки с двумя жаберными щелями, зачатки двух околожаберных полостей, клоакальный сифон, нервный ганглий с околонервной железкой и сердце. Рот и пищеварительный отдел кишечника отсутствуют, хотя эндостиль и намечается. Развита также клоака с широким отверстием, открывающаяся в пространство под яйцевыми оболочками. На этой стадии еще в яйцевой оболочке у пиросом уже начинаются процессы бесполого размножения. На заднем конце циатозооида образуется столон — эктодерма дает вырост, в который заходят продолжения эндостиля, околосердечной сумки и околожаберных полостей. Из эктодермы столона в будущей почке возникает нервный тяж, независимый от нервной системы самого циатозооида.

В это время столон разделяется поперечными перетяжками на четыре участка, из которых и развиваются первые почки — бластозооиды, которые являются уже членами новой колонии, т. е. асцидиозооидами. Столон постепенно становится поперек оси тела циатозооида и желтка и закручивается вокруг них (рис. 179, *Б—Е*). Причем каждая почка становится перпендикулярно к оси тела циатозооида. По мере развития почек материнская особь — циатозооид — разрушается, а желточная масса постепенно используется для питания четырех почек — асцидиозооидов — родоначальников новой колонии. Четыре первичных асцидиозооида принимают геометрически правильное крестообразное положение и образуют общую клоакальную полость. Это настоящая маленькая колония (рис. 179, *Е—Ж*). В таком виде колония выходит из тела матери и освобождается от яйцевой оболочки. Первичные асцидиозооиды, в свою очередь, образуют столоны на своих задних концах, которые, перешнуровываясь, дают начало уже вторичным асцидиозооидам, и т. д. Как только асцидиозооид изолируется, на его конце образуется новый столон, и каждый столон образует цепочку из новых почек, которые отделяются от его конца по мере созревания. Колония прогрессивно растет. Каждый асцидиозооид становится половозрелым, имеет мужские и женские половые железы и способен размножаться половым путем.

У одной группы пиросом асцидиозооиды сохраняют связь с материнской особью и остаются на том месте, где они возникли. В процессе образования почек столон удлиняется и почки соединяются между собой тяжами. Асцидиозооиды располагаются друг за другом по направлению к закрытому, переднему концу колонии, в то время как первичные асцидиозооиды отодвигаются к ее задней, открытой части.

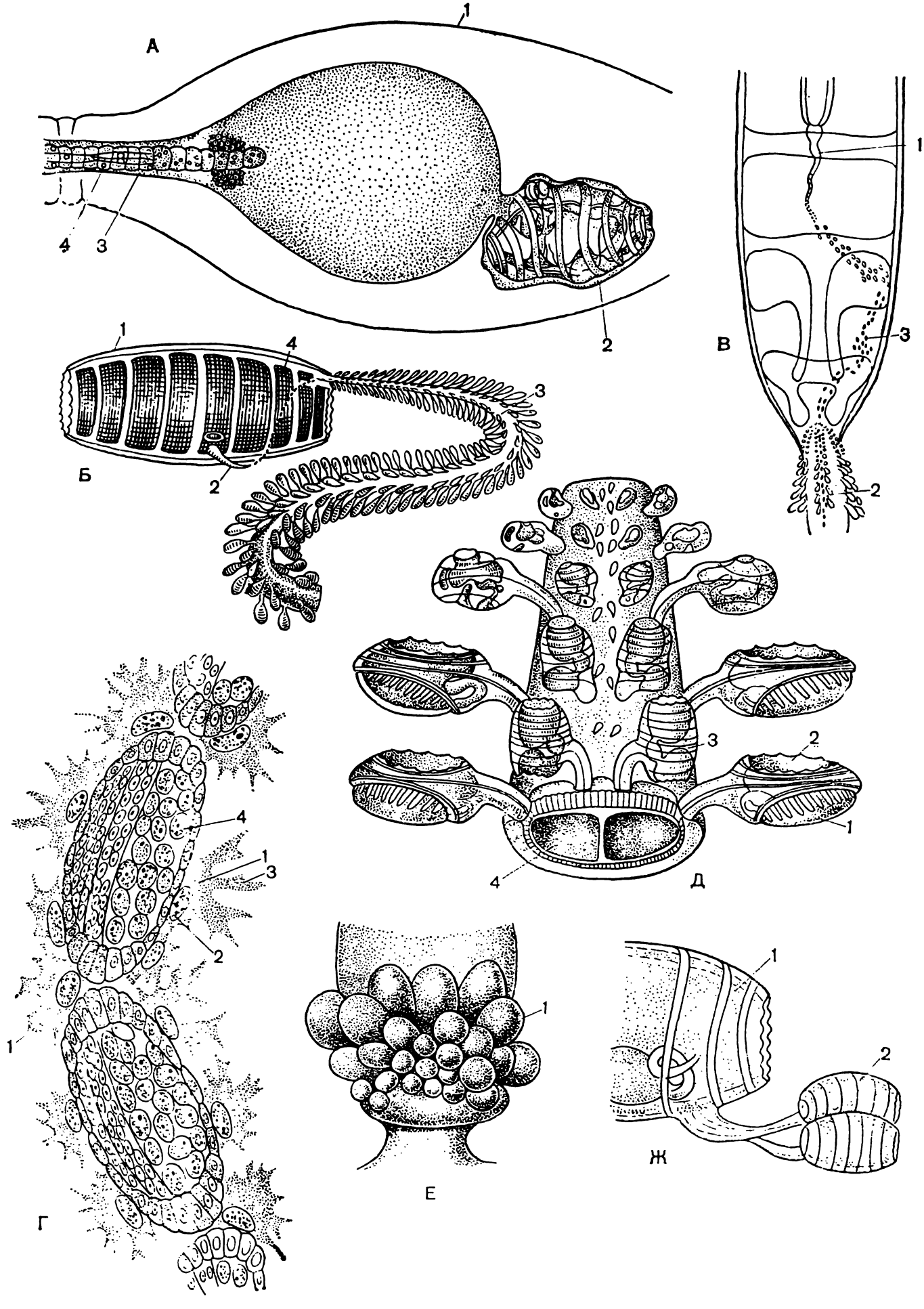
У другой группы пиросом, куда входит большинство их видов, почки не остаются на месте. Как только они достигают определенной стадии развития, они отделяются от столона, который никогда не удлиняется. В то же время они подхватываются особыми клетками — ф о р о ц и т а м и. Фороциты — это крупные, похожие на амеб клетки. Они обладают способностью передвигаться в толще туники при помощи ложноножек, или псевдоподий, так же, как это делают амебы. Подхватывая почку, фороциты переносят ее через тунику, покрывающую колонию, на строго определенное место под первичными асцидиозооидами, и как только конечный асцидиозооид отрывается от столона, фороциты переносят его вдоль левой стороны к спинной части его производителя, где он окончательно устанавливается таким образом, что старые асцидиозооиды все дальше отодвигаются к вершине колонии, а молодые сказываются на ее заднем конце.

Каждое новое поколение асцидиозооидов переносится с геометрической правильностью в строго определенное место по отношению к предыдущему поколению и располагается этажами (рис. 179, *З*). После образования трех первых этажей между ними начинают возникать вторичные, затем третичные и т. д. этажи. Первичные этажи имеют по 8 асцидиозооидов, вторичные — по 16, третичные — по 32 и т. д. в геометрической прогрессии. Диаметр колонии увеличивается. Однако с ростом колонии четкость этих процессов нарушается, некоторые асцидиозооиды путаются и попадают в чужие этажи. У тех же самых индивидуумов в колонии пиросом, которые размножались почкованием, в дальнейшем развиваются половые железы, и они приступают к половому размножению. Как мы уже знаем, у каждого из многих асцидиозооидов пиросом, образовавшихся при помощи бесполого почкования, развивается только по одному крупному яйцу.

По способу образования колоний, а именно по тому, сохраняется ли у асцидиозооидов связь с материнским организмом в течение долгого времени или нет, пиросомы делятся на две группы — Pyrosoma fixata и Pyrosoma ambulata. Первые считаются более примитивными, так как перенос почек при помощи фороцитов является более сложным и более поздним приобретением пиросом.

Образование первичной колонии из четырех членов считалось настолько постоянным для пиросом, что этот признак вошел даже в характеристику всего отряда Pyrosomida. Однако новые данные по развитию пиросом показали, например, что у Propyrosoma vitjasi почкородный столон может достигать очень большой длины, а число почек, одновременно образующихся на нем,— около 100. Такой столон образует под яйцевой оболочкой неправильные петли (рис. 179, *А*). К сожалению, пока еще остается неизвестным, каким образом происходит у пиросом формирование колонии.

Размножение и развитие бочоночников и сальп. У бочоночников процессы размножения настолько сложны и интересны, что один из крупнейших современных зоологов В. Н. Б е к л е м и ш е в назвал их одними из самых фантастических существ в море. В яичнике у них созревает очень мало яиц, иногда только одно. Из яйца развивается хвостатая, как у асцидий, личинка, имеющая в хвостовом отделе хорду (рис. 180, *А*). Эта личинка начинает плавать, оставаясь еще внутри яйцевидной оболочки, которая вытягивается и принимает грушевидную форму. Однако хвост в скором времени исчезает, а туловище личинки сильно разрастается, в ней развиваются различные органы, и она превращается во взрослого бочоночника, который по строению заметно отличается от половой особи, которую мы описали выше. Вместо восьми мускульных обручей у него имеется девять, есть маленький мешковидный орган равновесия —


А
1
2
3
4
Б
В
Г
Д
Е
Ж

статоцист, жаберных щелей вдвое меньше, чем у половой особи. У него отсутствуют половые железы и, наконец, посередине брюшной стороны тела и на спинной стороне его заднего конца развиваются два особых выроста (рис. 180, *Б*). Эта бесполая особь (оозооид) выходит из яйцевой оболочки и носит особое название — кормилка. В нитевидный брюшной отросток кормилки, который является почкородным столоном, заходят выросты многих органов животного — продолжение полости тела, глотки, сердца и др.— всего семь различных тяжей, покрытых наружным эпидермисом. Этот столон очень рано начинает отпочковывать крошечные первичные почки, или так называемые предпочки. В это время у его основания толпится множество уже знакомых нам крупных фороцитов. Фороциты, по два- по три, подхватывают почки и, устраивая своеобразную процессию, несут их сначала по правому боку кормилки, а потом по ее спинной стороне к спинному отростку, который иногда тоже называют столоном (рис. 180, *В*, *Г*). Если при этом почки собьются с дороги, они погибают. Пока «странствующие почки» передвигаются и переходят на спинной отросток, они продолжают делиться. Оказывается, почки, образовавшиеся на брюшном столоне, не могут развиваться и жить на нем.

Первые порции почек усаживаются фороцитами на спинном отростке в два боковых ряда на его спинной стороне. Эти боковые почки очень быстро развиваются здесь в маленьких бочоночников, имеющих форму ложки, с огромным ртом, хорошо развитыми жабрами и кишечником (рис. 180, *Д*). Другие органы у них атрофируются. Они прикрепляются к спинному отростку кормилки собственным спинным отростком. Спинной отросток кормилки в это время сильно растет, удлиняется и расширяется. В конце концов он может достигать длины 20—40 см. Он представляет собой длинный вырост тела, в который заходят две большие кровеносные лакуны кормилки.

Между тем подползают все новые и новые фороциты с почками, но теперь эти почки усаживаются уже не по бокам, а посередине спинного отростка, между двумя рядами описанных выше особей. Эти почки называются срединными или форозооидами. Они мельче боковых, и из них развиваются бочоночники, очень похожие на половозрелых особей, но не имеющие половых желез. Эти бочоночники прирастают к отростку кормилки особым тоненьким стебельком.

Прежде считали, что кормилка снабжает всю колонию питательными веществами, которые поступают сюда через кровеносные лакуны спинного отростка и через стебельки почек. Но ее главная функция — продуцирование почек; кроме того, кормилка истощается и превращается в пустой мускулистый бочонок, который служит для передвижения уже значительной колонии, образовавшейся на спинном отростке. А по поверхности этого бочонка продолжают двигаться все новые и новые почки, которые образует брюшной столон. С того момента как кормилка превращается в пустой мешок, роль в питании колонии берут на себя большеротые боковые особи, которые называются гастрозооидами (т. е. питающими зооидами). Они захватывают и переваривают пищу. Усвоенные ими питательные вещества не только используются ими самими, но передаются и срединным почкам. А фороциты все еще подносят на спинной отросток новые поколения почек. Теперь эти почки усаживаются уже не на самом отростке, а на тех стебельках, которыми прикрепляются срединные почки (рис. 180, *Е*). Вот эти-то почки и превращаются в настоящих половых бочоночников после того, как они еще раз разделятся. Когда на стебельке срединной почки или форозооида укрепятся такие почки, которые называются протогонозооидами, он отрывается вместе со своим стебельком от общего столона и становится свободно плавающей маленькой самостоятельной колонией (рис. 180, *Ж*). Задача форозооида состоит в том, чтобы обеспечить развитие протогонозооидов. Иногда его называют кормилкой второго порядка. Во время свободного периода жизни форозооидов протогонозооиды, осевшие на его стебельке, в свою очередь почкуясь, производят уже настоящие половые почки — гонозооиды, у которых развиваются половые железы. Каждая такая почка вырастает в типичного полового бочоночника, который уже был описан в предыдущей части. Достигая зрелости, гонозооиды, в свою очередь, отделяются от своего форозооида и начинают вести жизнь самостоятельных одиночных бочоночников, способных к половому размножению. Надо сказать, что и у гастрозооидов, и у форозооидов гонады также закладываются в процессе их развития, но затем они исчезают. Эти особи только помогают развитию третьего, настоящего полового поколения.

После того как от спинного отростка кормилки оторвутся все срединные почки, кормилка вместе с боковыми почками отмирает. Количество индивидуумов, образующихся на одной кормилке, чрезвычайно велико. Оно равняется нескольким десяткам тысяч.

Рис. 180. Размножение и развитие бочоночников.

А — личинка бочоночника: *1* — яйцевая оболочка; *2* — туловище личинки; *3* — хвост; *4* — хорда. *Б* — внешний вид почкующегося бесполого бочоночника (кормилки) со спинным отростком: *1* — кормилка; *2* — брюшной столон; *3* — спинной отросток с почками; *4* — передвигающиеся почки. *В* — перенос почек фороцитами с брюшного столона на спинной отросток: *1* — брюшной столон; *2* — спинной отросток; *3* — путь почек по телу кормилки. *Г* — фороциты, несущие почки: *1* — фороциты; *2* — ядро клетки; *3* — ложноножки; *4* — почка с зачатками разных органов. *Д* — фрагмент спинного отростка: *1* — боковые почки, или гастрозооиды; *2* — рот; *3* — срединные почки, или форозооиды; *4* — кровеносные лакуны. *Е* — стебелек форозооида с протогонозооидами: *1* — протогонозооиды. *Ж* — свободноплавающий форозооид с гонозооидами: *1* — форозооид; *2* — гонозооиды.

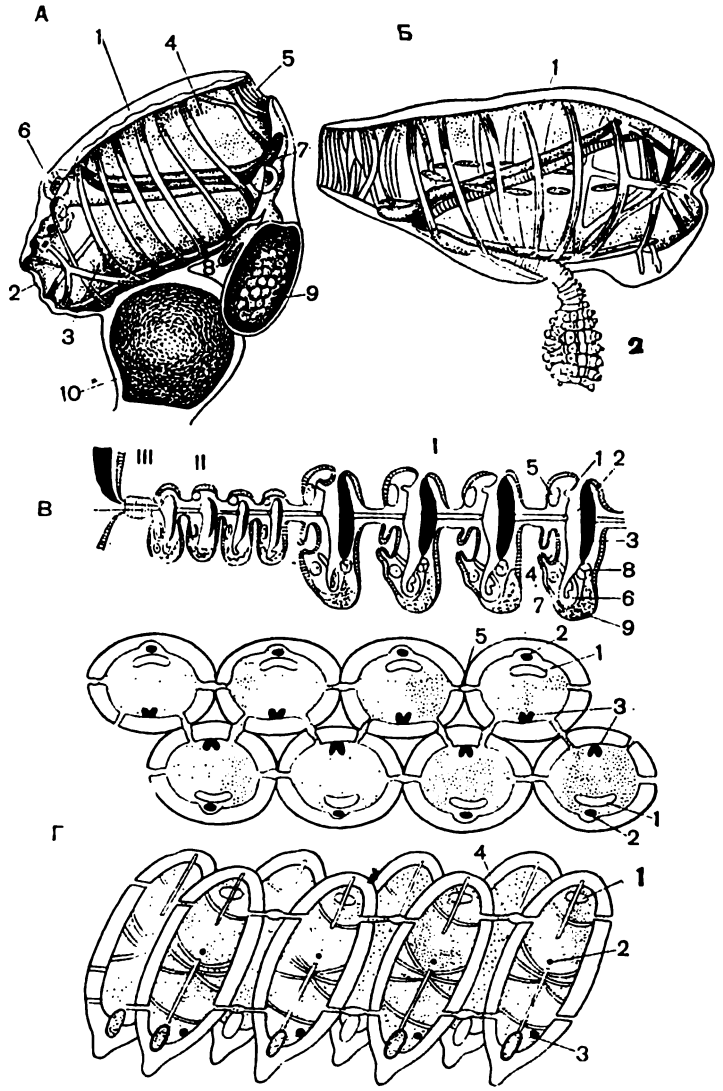


Рис. 181. Размножение и развитие сальп.

А — личинка сальп: *1* — тельце личинки; *2* — ротовой сифон; *3* — глотка; *4* — клоака; *5* — клоакальный сифон; *6* — ганглий; *7* — кишка; *8* — столон; *9* — рудимент хорды, или элеобласт; *10* — плацента. *Б* — внешний вид почкующейся бесполой сальпы: *1* — сальпа; *2* — брюшной столон с почками. *В* — схема почкования столона: *I* — *III* — участки столона, на которых одновременно развиваются почки; *1* — рот; *2* — глотка; *3* — эндостиль; *4* — клоака; *5* — нервный ганглий; *6* — кишечник; *7* — половые железы; *8* — сердце; *9* — элеобласт. *Г* — схема расположения бластозооидов сальп в колонии (вид сверху и сбоку): *1* — ротовой сифон; *2* — нервный ганглий; *3* — зародыш; *4* — прикрепительные папиллы.

Как видим, цикл развития бочоночников чрезвычайно сложен и характеризуется сменой полового и бесполого поколений. Краткая схема его такова: 1) половая особь развивается на брюшном стебельке форозооида; 2) половая особь откладывает яйца, и в результате их развития получается бесполая хвостатая личинка; 3) из личинки непосредственно развивается бесполая кормилка; 4) на спинном отростке кормилки развивается поколение бесполых боковых гастрозооидов; 5) далее следует новое поколение бесполых срединных форозооидов; 6) на брюшном стебельке форозооида появляются и развиваются протогонозооиды; 7) на оторвавшихся от кормилки форозооидах образуются гонозооиды и развиваются половые особи; 8) начинается откладывание яиц.

В развитии сальп также происходит смена поколений, однако оно не имеет столь удивительной сложности, как у бочоночников. Личинки сальп не обладают хвостом, содержащим хорду. Развиваясь из единственного яйца в теле матери, в ее клоакальной полости, зародыш сальп вступает в тесную связь со стенками материнского яичника, через которые к нему поступают питательные вещества. Это место соединения тела зародыша с тканями матери называется детским местом или плацентой. Свободноживущая личиночная стадия у сальп отсутствует, и у их зародыша имеется только рудимент (остаток, не получивший полного развития) хвоста и хорды. Это так называемый элеобласт, состоящий из крупных, богатых жиром клеток (рис. 181, *А*). Только что развившийся зародыш, по существу еще эмбрион, вышедший через прорыв плаценты в воду (материнский организм после этого погибает), имеет на брюшной стороне вблизи сердца и между остатком плаценты и элеобластом маленький почкородный столон. У взрослых форм столон достигает значительной длины и обычно закручен спирально. Как и у бочоночников, в него входят зачатки многих органов. Эта одиночная сальпа также представляет собой кормилку, как и образовавшийся из личинки бочоночник (рис. 181, *Б*). На столоне из боковых утолщений образуются многочисленные почки, расположенные двумя параллельными рядами. Обычно сначала захватывается почкованием какой-то определенный участок столона, дающий начало определенному числу одновозрастных почек. Число их бывает различно — у разных видов от нескольких единиц до нескольких сотен. Затем начинает почковаться второй участок, третий и т. д. Все почки — бластозооиды — каждого отдельного участка или звена развиваются одновременно и равны по величине. В то время как в первом участке они достигают уже значительного развития, бластозооиды второго участка гораздо менее развиты и т. д., а на последнем участке столона почки только намечаются (рис. 181, *В*).

В процессе развития бластозооиды испытывают перегруппировку, оставаясь при этом связанными друг с другом столоном. Каждая пара зооидов приобретает определенное положение по отношению к другой паре. Она поворачивается свободными концами в противоположные стороны. Кроме того, в каждой особи происходит, как у асцидий, смещение органов, приводящее к изменению их первоначального взаиморасположения. Особи правого и левого ряда представляют как бы зеркальное отображение одна другой. На образование почек идет все вещество столона. У сальп развитие почек протекает на брюшном столоне, и они не нуждаются в специальном спинном отростке.

Почки отрываются от него не поодиночке, а целыми цепочками, соответственно тому, как они возникли, и образуют временные колонии (рис. 181, *Г*). Все особи в них совершенно равноценны и каждая развивается в половозрелое животное.

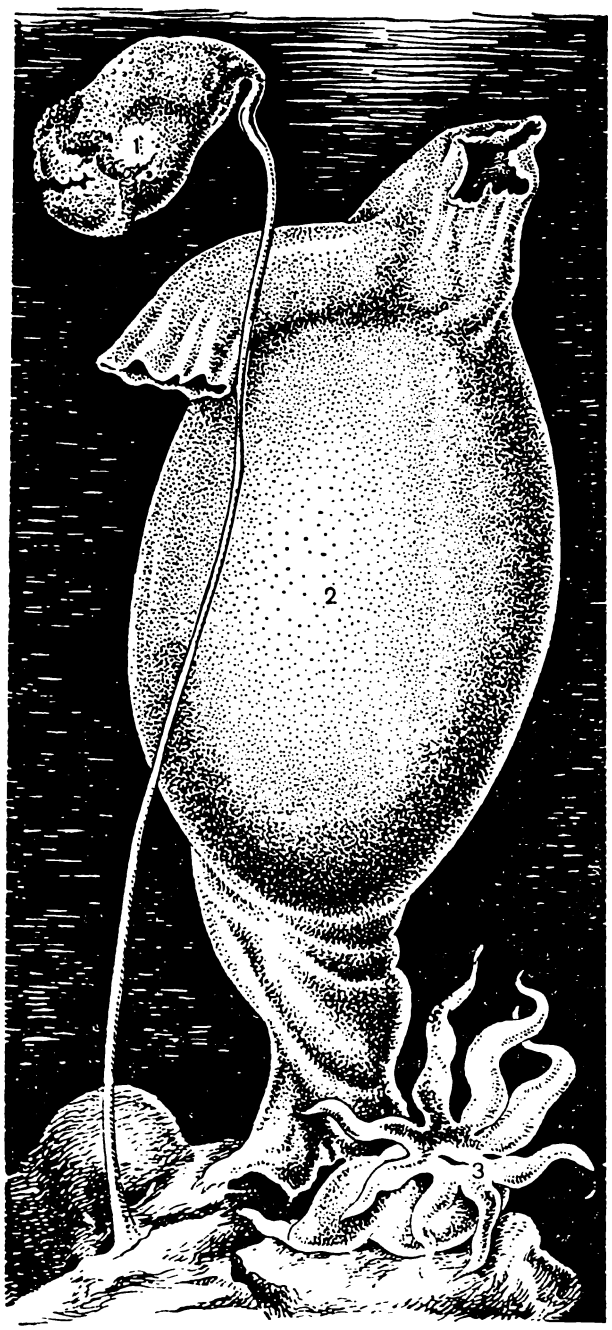
Интересно, что в то время как нервная трубка, половой тяж, околожаберные полости и пр. у разных индивидуумов уже разделились, глотка остается общей в пределах одной цепочки. Таким образом, члены цепочки сначала органически соединены между собой столоном. Но отрывающиеся зрелые отрезки цепочки — фрагменты материнской колонии — состоят из особей, соединенных между собой только слившимися прикрепительными сосочками. Каждая особь имеет по восемь таких присосок, что обусловливает связь всей колонии. Эта связь и анатомически, и физиологически крайне слаба. Колониальность таких цепочек в сущности едва выражена. Линейно вытянутые цепочки — колонии сальп — могут состоять из сотен отдельных индивидуумов. Однако у некоторых видов колонии могут иметь форму кольца. В этом случае особи соединены между собой выростами туники, направленными, как спицы в колесе, к центру кольца, по которому расположены члены колонии. Такие колонии состоят лишь из нескольких членов: у Cyclosalpa pinnata, например, из восьми-девяти особей. Колониальные (общественные) сальпы размножаются исключительно половым путем, а так называемые одиночные — производят колонии.

Если теперь сравнить способы бесполого размножения разных туникат, то, несмотря на большую сложность и разнородность этого процесса в разных группах, нельзя не заметить и общих черт. А именно — у всех туникат наиболее распространенным способом размножения является деление почкородного столона на большее или меньшее число участков, дающих начало отдельным особям. Такие столоны есть и у асцидий, и у пиросом, и у сальп. Колонии всех туникат возникают как следствие бесполого способа размножения. Но если у асцидий, за некоторыми исключениями, они появляются в результате почкования и каждый зооид в колонии может развиваться как бесполым, так и половым путем, то у пиросом и особенно у сальп их появление связано со сложным чередованием полового и бесполого поколений (метагенезом).

Образ жизни туникат. Посмотрим теперь, как живут разные оболочники и какое практическое значение они имеют. Мы уже говорили выше, что часть их живет на дне моря, а часть — в толще воды. Асцидии являются донными животными. Всю жизнь взрослые формы проводят неподвижно, прикрепившись к какому-нибудь твердому предмету на дне и прогоняя через пронизанную жабрами глотку воду, чтобы отфильтровать из нее мельчайшие клетки фитопланктона и частицы органического вещества, которыми асцидии питаются. Они не могут передвигаться. Только испугавшись чего-либо или проглотив что-нибудь слишком крупное, асцидия может сжаться в комочек. При этом вода с силой выбрасывается из сифона.

Одиночные асцидии образуют иногда большие сростки, которые разрастаются в целые друзы, и селятся большими скоплениями. Это дает им ряд биологических преимуществ — при размножении, питании, защите от врагов. Как уже говорилось,

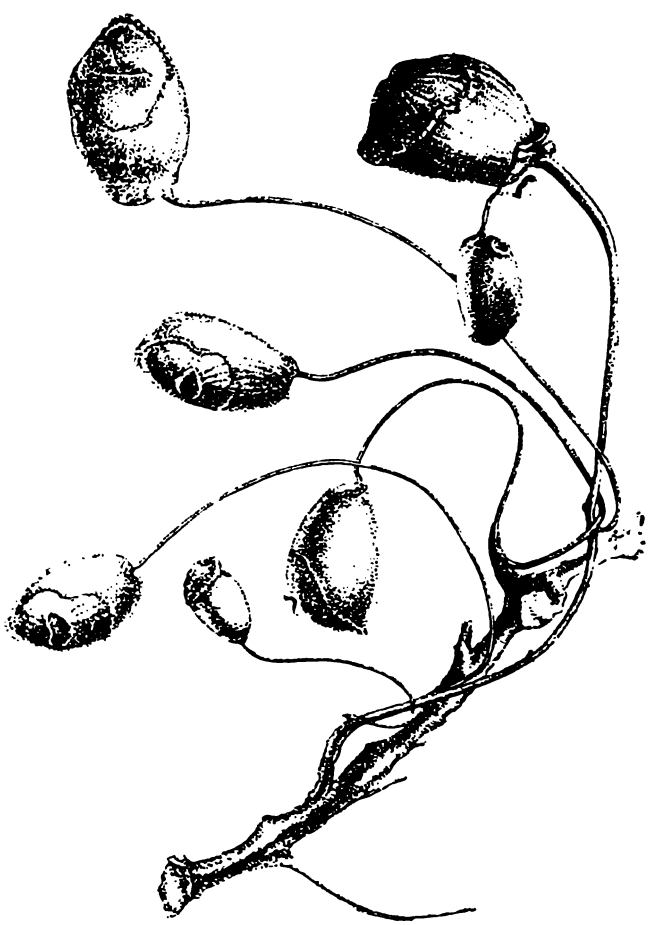
Рис. 182. Глубоководные оболочники:
1 — Culeolus murrayi; *2* — Ascopera gigantea; *3* — Octacnemus bythius.



очень многие виды асцидий колониальны. Чаще других встречаются массивные студенистые колонии, отдельные члены которых погружены в общую довольно толстую тунику. Такие колонии образуют корковые наросты на камнях или же встречаются в виде своеобразных шаров, лепешек и выростов на ножках, иногда напоминающих по форме грибы. В других случаях отдельные особи колоний могут быть почти самостоятельными.

Как правило, асцидии просто прирастают к камням или другим твердым предметам нижней частью туники. Но иногда тело их может приподниматься над поверхностью грунта на тонком стебельке. Такое приспособление позволяет животным «облавливать» больший объем воды и не тонуть в мягком грунте. Оно особенно характерно для глубоководных асцидий, которые живут на тонких илах, покрывающих дно океана на большой глубине. Так. округлое тело асцидий рода Culeolus с очень широко открытыми сифонами, совершенно не выступающими над поверхностью туники, сидит на конце длинного и тонкого стебелька, которым животное может прикрепляться к мелким камешкам, спикулам стеклянных губок и другим предметам на дне. Стебелек не может выдержать тяжести довольно крупного тела, и, вероятно, оно плавает над дном, уносимое слабым течением. Окраска его беловато-серая, бесцветная, как у большинства глубоководных животных (рис. 182, 183).

Рис. 183. Сросток глубоководных асцидий Culeolus murrayi из северо-западной части Тихого океана (глубина 5035—5210 м).



Для того чтобы не тонуть в грунте, у асцидий может быть и другое приспособление. Отростки туники, которыми в обычном случае асцидии прикрепляются к камням, разрастаются и образуют своего рода «парашют», который удерживает животное на поверхности дна. Такие «парашюты» могут появляться и у типичных обитателей твердых грунтов, обычно селящихся на камнях, при переходе их к жизни на мягких илистых грунтах. Корневидные выросты тела позволяют особям одного вида выходить в новую и необычную для них среду обитания и расширять границы своего ареала, если другие условия благоприятны для их развития.

Однако описаны очень своеобразные асцидии, способные проплывать над дном небольшие расстояния. Это представители рода *октакнемусов* (Octacnemus) — всего 4 вида — бесцветные, полупрозрачные животные диаметром не более 7 см (рис. 182). Их тонкая туника образует вокруг ротового сифона 8 широких лопастей — щупалец. В зоне прикрепления к субстрату на тунике имеются лишь тонкие волосовидные выросты. Октакнемусы — обитатели больших глубин океана. Они найдены в тропических районах на глубине 2000—4000 м. Некоторые ученые склонны рассматривать их как вторично осевших на дно сальп. Это хищные животные, способные ловить мелких ракообразных, нематод и пр. Кроме них сейчас стали известны и другие хищные асцидии. Необычный образ жизни привел к развитию у них шести сильных мускулистых щупалец, способных схватывать мелких беспозвоночных, которыми они питаются, и вводной сифон таким образом превратился у них в ловчий орган. Глотка стала узкой и короткой. Она лишена настоящих жаберных щелей, покрытых ресничным эпителием, но сообщается с клоакальной полостью при помощи небольшого числа отверстий. Сюда относится менее десятка видов мелких асцидий, принадлежащих в родам Hexacrobylus, Sorbera, Oligotrema и Gasterascidia. Это также глубоководные животные, обитающие в основном в абиссальной зоне океана на глубине 3000—5000 м. Систематическое положение их неясно, но некоторые французские специалисты по фауне оболочников склонны считать их даже отдельным классом туникат.

Асцидии были обнаружены и среди очень специфической фауны, населяющей тончайшие ходы между песчинками грунта. Такая фауна называется интерстициальной. Теперь уже известно порядка 10 видов асцидий, избравших

местом обитания столь необычный биотоп. Это чрезвычайно мелкие животные — диаметр их тела 0,8 — 2 мм. Некоторые из них подвижны.

Асцидии широко распространены как в холодных морях, так и в теплых. Они есть и в Северном Ледовитом океане, и в водах Антарктики. Они были найдены даже непосредственно на побережье Антарктиды при обследовании советскими учеными одного из фиордов «оазиса» Бангера. Фиорд был отгорожен от моря нагромождениями многолетнего льда, и поверхностная вода в нем была сильно опреснена. На каменистом и безжизненном дне этого фиорда удалось обнаружить лишь комочки диатомовых и нити зеленых водорослей. Однако в самом куту залива были найдены остатки морской звезды и большое количество крупных, длиной до 14 см, розовато-прозрачных студенистых асцидий. Животные были оторваны от дна, вероятно, штормом и прибиты сюда течением, но желудки и кишечники их были целиком заполнены зеленой массой частично переваренного фитопланктона. Вероятно, они питались незадолго до того, как были выловлены из воды у самого берега.

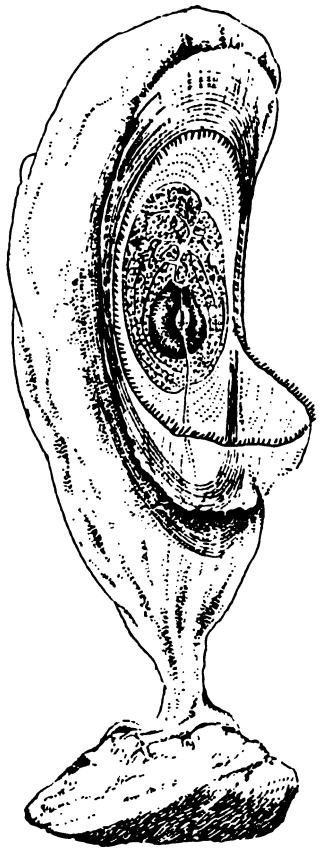


Рис. 184. Глубоководная асцидия Situla pelliculosa из Курило-Камчатского желоба (глубина 8185—8400 м).

Особенно разнообразны асцидии в тропической зоне. Имеются данные о том, что в тропиках видов оболочников примерно в 10 раз больше, чем в умеренных и полярных областях. Интересно, что в холодных морях асцидии значительно крупнее, чем в теплых, и поселения их более многочисленны. Они, так же как и другие морские животные, подчиняются правилу, по которому в умеренных и холодных морях обитает меньшее число видов, но они образуют значительно бо́льшие поселения и биомасса их на 1 м^2 поверхности дна во много раз больше, чем в тропиках.

Большинство асцидий живет в самой поверхностной литоральной или приливо-отливной зоне океана и в верхних горизонтах материковой отмели, или сублиторали, до глубины 200 м. С увеличением глубины общее число видов их уменьшается. В настоящее время глубже 2000 м известно порядка сотни видов асцидий. Максимальная глубина обитания, на которой были найдены эти животные,— 8430 м. На этой глубине асцидии были обнаружены во время работ советской океанографической экспедиции на научно-исследовательском судне «Витязь» в Курило-Камчатском желобе. Это были представители нового глубоководного рода Situla (рис. 184) — необычайно крупные, высотой до 35 см, асцидии, оказавшиеся новым видом и родом Situla pelliculosa из семейства Octacnemidae. Впоследствии близкий вид был найден французской экспедицией в Атлантическом океане в абиссальной зоне на глубине 2115—4690 м и еще два вида обнаружены нашим исследовательским судном «Академик Курчатов» в Южно-Сандвичевом желобе на глубине 5650 м на юге Атлантики. Характерной особенностью этих прозрачных и тонкостенных животных, сидящих на конкрециях на коротких и толстых ножках, таких же тонкостенных, как и их туловище, является наличие у них огромного вводного сифона, диаметр которого практически равен диаметру туловища. Удалось сделать фотографии этих асцидий в растворе поваренной соли, в котором пленчатое тело Situla, не сохраняющее постоянной формы, расправлялось и принимало естественное положение. Жаберный мешок у них полностью утратил мешковидную форму и превратился в ловчую сеть, растянутую вместе с окологлоточной зоной в одной плоскости в виде пластинки, затягивающей отверстие вводного сифона. В центре пластинки находится вход в пищевод, петля кишечника и гонада подвешены сзади. Сверху вниз посередине сложно перфорированной жаберной пластинки проходит спинная пластинка, а снизу вверх к отверстию пищевода — эндостиль. Все эти органы открыты снаружи. По краю ротового сифона располагается около сотни сильно рудиментированных щупалец. Таким образом весь мантийный комплекс оказывается раскрытым и растянутым в своеобразную, очень тонкую ловчую сеть, через которую происходит, видимо, пассивная фильтрация воды. Покровы тела чрезвычайно нежны, местами переходят в тончайшие бесцветные пленки толщиной до 0,05 мм. Только кишечник окрашен в бледный оливково-зеленый цвет благодаря просвечивающему через его стенки тончайшему илу, а гонада просматривается плотным желтоватым пятном позади центральной части жаберной пластинки. В целом животное очень напоминает ложку или ковш с толстым дном и короткой ручкой.

Асцидии избегают опресненных участков морей и океанов. Громадное большинство их живет при нормальной океанической солености около 35‰.

Как уже говорилось, наибольшее число видов асцидий обитает в океане на небольшой глубине. Здесь они образуют и наиболее массовые поселе-

ния, особенно там, где в толще воды достаточно взвешенных органических частиц, служащих им пищей. Асцидии селятся не только на камнях и на других жестких естественных предметах. Излюбленным местом их поселения являются также днища кораблей, поверхность разных подводных сооружений и т. д. Поселяясь иногда в огромных количествах вместе с другими организмами-обрастателями, асцидии могут причинять большой вред хозяйству. Известно, например, что, поселяясь на внутренних стенках водоводов, они развиваются в таком количестве, что сильно сужают диаметр труб и засоряют их. При массовом отмирании в определенные сезоны года они настолько забивают фильтрационные устройства, что подача воды может прекращаться совсем и промышленные предприятия терпят значительные убытки.

Одна из наиболее широко распространенных асцидий — Ciona intestinalis, обрастая днища кораблей, может поселяться в таких огромных количествах, что скорость корабля значительно снижается. Потери транспортного судоходства в результате обрастаний различными морскими организмами очень велики и могут составлять миллионы рублей в год.

Однако способность асцидий образовывать массовые поселения может вызывать известный интерес для людей, если учесть замечательную особенность этих животных, а именно способность накапливать ванадий и другие металлы в теле, главным образом в крови. Ванадий — микроэлемент, имеющий большое практическое значение, растворен в морской воде в очень малом количестве. В теле же асцидий ванадий может составлять более 1% массы золы животного, или до 0.65% сухой массы тела. Это примерно в 10 000 раз превышает концентрацию ванадия в морской воде. Накопление металлов асцидиями — явление весьма интересное. У них ярко выражена способность избирательно накапливать в огромных количествах не только ванадий, но и некоторые другие микроэлементы. У них обнаружены соединения различных — порядка полутора десятков — металлов, содержание которых в сотни и тысячи раз выше, чем в окружающей среде. Среди них такие микроэлементы, как тантал, ниобий, титан. Коэффициент обогащения для последнего может достигать 100 000. Ванадий и титан являются одними из биологически активных веществ, и их физиологическая роль в организмах внимательно изучается. Следует вспомнить еще, что туника асцидий содержит другое ценное вещество — целлюлозу. Количество ее, например, в одном экземпляре наиболее широко распространенного вида Ciona intestinalis составляет 2—3 мг. Эти асцидии поселяются иногда в огромных количествах. Число особей на 1 м^2 поверхности достигает 2500—10 000 экземпляров, а их сырая масса — 140 кг на 1 м^2. Появляется возможность обсуждения, как можно практически использовать асцидий в качестве источника ценных веществ. Не везде есть древесина, из которой добывается целлюлоза, а залежи ванадия немногочисленны и рассеяны. Если же устраивать подводные «морские огороды», то асцидий в огромных количествах можно выращивать на специальных пластинах. Подсчитано, что с 1 га занятой асцидиями площади моря можно получать от 5 до 30 кг ванадия и от 50 до 300 кг целлюлозы.

В толще вод океана обитают пелагические оболочники — аппендикулярии, пиросомы и сальпы. Это мир прозрачных фантастических существ, обитающих в основном в теплых морях и в тропической зоне океана. Большинство видов оболочников настолько сильно приурочено к теплым водам, что они могут служить индикаторами изменений гидрологических условий в различных районах океана. Например, появление или исчезновение сальп в Северном море в определенные периоды связано с большим или меньшим поступлением в эти районы теплых атлантических вод. То же самое явление неоднократно отмечалось в районе Исландии, Ла-Манша, около полуострова Ньюфаундленд и было связано как с ежемесячными, так и с сезонными изменениями в распространении теплых атлантических и холодных арктических вод. В эти районы заходят только три вида сальп — Salpa fusiformis, Jhlea asymmetrica и наиболее широко распространенная в океане Thalia democratica. Появление этих видов в большом количестве у побережий Британских островов, Исландии, Фарерских островов и в Северном море редко и связано с потеплением вод. У побережий Японии пелагические туникаты являются показателем пульсаций течения Куросио.

Пиросомы и сальпы особенно чувствительны к холодным водам и предпочитают не покидать тропическую зону океана, в которой они распространены очень широко. Области географического распространения большинства видов сальп, например, охватывают теплые воды всего Мирового океана, где их встречается более 20 видов. Правда, описаны два вида сальп, обитающих в Антарктике. Это Salpa thompsoni, распространенная во всех антарктических водах и не выходящая за пределы 40 ° ю. ш., т. е. зоны субтропического опускания холодных антарктических вод, и S. gerlachei, обитающая только в море Росса. Аппендикулярии распространены более широко, и имеется около 10 видов, обитающих, например, в морях Северного Ледовитого океана, но и они более разнообразны и многочисленны в тропических районах.

Пелагические оболочники встречаются при нормальной океанической солености 34—36‰. Известно, например, что в районе впадения в океан реки Конго, где температурные условия являются весьма благоприятными для сальп, они отсутст-

вуют вследствие того, что соленость в этом месте африканского побережья равна всего лишь 30,4‰. С другой стороны, сальпы отсутствуют и в восточной части Средиземного моря у Сирии, где соленость, наоборот, слишком высока — 40‰.

Все планктонные формы туникат — жители поверхностных слоев воды, главным образом от 0 до 200 м. Пиросомы, видимо, не встречаются глубже 1000 м. Сальпы и аппендикулярии в основной массе тоже не опускаются глубже нескольких сотен метров. Однако в литературе имеются указания о нахождении пиросом на глубине 3000 м, бочоночников — 3300 м и сальп даже до 5000 м. Но трудно сказать, обитают ли на такой большой глубине живые сальпы, или же это были просто их мертвые, но хорошо сохранившиеся оболочки.

На «Витязе» в ловах, сделанных закрывающейся сеткой, пиросомы не были обнаружены глубже 1000 м, а бочоночники — 2000—4000 м.

Все пелагические оболочники в общем широко распространены в океане. Часто они попадаются в сети зоологов единичными экземплярами, но столь же характерны для них и большие скопления. Аппендикулярии попадаются в значительном количестве — 600—800 экземпляров в лове с глубины до 100 м. У берегов Ньюфаундленда их значительно больше, иногда свыше 2500 экземпляров в таком лове. Это составляет приблизительно 50 экземпляров в 1 м³ воды. Но благодаря тому что аппендикулярии очень мелки, биомасса их при этом бывает незначительна. Обычно она составляет 20—30 мг на 1 м² в холодноводных районах и до 50 мг на 1 м² в тропических районах. Что касается сальп, то они способны собираться иногда в огромных количествах. Известны случаи, когда скопления сальп останавливали даже большие корабли. Вот как описывал один такой случай участник советской антарктической экспедиции профессор К. В. Беклемишев: «Зимой 1956—1957 гг. теплоход «Кооперация» (водоизмещением более 5000 т) доставлял вторую смену зимовщиков в Антарктику, в поселок Мирный. Ясным ветреным утром 21 декабря 1956 г. в южной части Атлантического океана с палубы судна на поверхности воды было замечено 7—8 рыжеватых полос, вытянувшихся по ветру почти параллельно курсу корабля. Когда судно приблизилось, полосы уже не казались рыжими, но вода в них все же была не синей (как вокруг), а беловато-мутной от присутствия массы каких-то существ. Ширина каждой полосы была больше метра. Расстояние между ними — от нескольких метров до нескольких десятков метров. Длина полос — около 3 км. Едва «Кооперация» начала пересекать под острым углом эти полосы, как вдруг машина остановилась и судно легло в дрейф. Оказалось, что планктон забил машинные фильтры и прекратилась подача воды к двигателю. Во избежание аварии машину пришлось застопорить, чтобы прочистить фильтры.

Взяв пробу воды, мы обнаружили в ней массу продолговатых прозрачных существ величиной около 1—2 см, называемых Thalia longicaudata и относящихся к отряду сальп. В 1 м³ воды их было не менее 2500 экземпляров. Ясно, что решетки фильтров были ими совершенно заполнены. Водоразборные кингстоны «Кооперации» расположены на глубине 5 м и 5,6 м. Следовательно, сальпы находились в большом количестве не только на поверхности, но и на глубине по крайней мере 6 м».

Массовое развитие оболочников и их доминирование в планктоне, по-видимому, характерное явление для краев тропической области. Скопления сальп отмечаются в северной части Тихого океана, массовое их развитие известно в зоне смешения вод течений Куросио и Оясио, у Западного Алжира, к западу от Британских островов, у Исландии, в Северо-Западной Атлантике в прибрежных районах, вблизи южной границы тропической области в Тихом океане, у Юго-Восточной Австралии. В огромных количествах они неоднократно отмечались на периферии тропических антициклонических круговоротов вод, но иногда сальпы могут преобладать в планктоне, в котором уже нет других типичных тропических представителей. Скопления сальп могут возникать очень быстро. Масса животных в них может увеличиваться на 10% каждый час, а численность популяции благодаря особенностям размножения этих животных за сутки может возрасти в 2,5 раза. За короткое время сальпы выедают скопления фито- и микрозоопланктона, и популяция их отмирает так же быстро, как и возникает.

Что касается пиросом, то в столь огромных количествах, как описывалось выше для сальп, они, видимо, не встречаются. Однако в некоторых краевых районах тропической области обнаружены и их скопления. В Индийском океане на 40—45° ю. ш. во время работы советской антарктической экспедиции было встречено огромное количество крупных пиросом. Пиросомы располагались на самой поверхности воды пятнами. В каждом пятне насчитывалось от 100 до 400 колоний, которые ярко светились голубым светом. Между пятнами расстояние было 100 м и больше. В среднем на 1 м² поверхности воды приходилось 1—2 колонии. Аналогичные скопления пиросом отмечались и у берегов Новой Зеландии.

Пиросомы известны как исключительно пелагические животные. Однако сравнительно недавно в проливе Кука у Новой Зеландии удалось получить несколько фотографий с глубины 160—170 м, на которых ясно были видны большие скопления Pyrosoma atlanticum, колонии которых просто лежали на поверхности дна. Другие особи плавали в непосредственной близости над дном.

Было дневное время, и, возможно, животные ушли на большую глубину, чтобы спрятаться от прямых солнечных лучей, как это делают многие планктонные организмы. Судя по всему, они чувствовали себя хорошо, так как условия среды были благоприятны для них. В мае эта пиросома обычна в поверхностных водах пролива Кука. Интересно, что в том же районе в октябре дно на глубине 100 м бывает покрыто мертвыми, разлагающимися пиросомами. Вероятно, это массовое отмирание пиросом связано с сезонными явлениями. Оно в какой-то степени дает представление о том, в каких количествах могут встречаться эти животные в море.

Следует заметить, что в настоящее время описана одна донная пиросома — Pyrosoma benthica. Четыре экземпляра этого нового вида были пойманы на глубине 185 м у островов Зеленого Мыса. Длина колонии не превышала 6 см, ее строение — типично для пиросом, колония обладает способностью светиться. Этих животных следует рассматривать как вторично перешедших к сидячему образу жизни на дне океана.

Пиросомы, что в переводе на русский язык означает «огнетелки», получили название от свойственной им способности к свечению. Было установлено, что свет, возникающий в клетках органов свечения пиросом, вызывается особыми симбиотическими бактериями. Они поселяются внутри клеток светящихся органов и, видимо, там размножаются, поскольку неоднократно наблюдались бактерии со спорами внутри них. Светящиеся бактерии передаются из поколения в поколение. Током крови они переносятся к яйцам пиросом, находящимся на последней стадии развития, и заражают их. Затем они поселяются между бластомерами дробящегося яйца и проникают в зародыш. Светящиеся бактерии проникают вместе с током крови и в почки пиросом. Таким образом, молодые пиросомы получают светящихся бактерий в наследство от материнских особей. Однако не все ученые согласны с тем, что пиросомы светятся благодаря бактериям-симбионтам. Дело в том, что свечение бактерий характеризуется непрерывностью, а пиросомы испускают свет только после какого-нибудь раздражения. Есть интересное описание, как во время экспедиции на «Челленджере» члены команды развлекались, расписываясь пальцем на пиросомах, и светящийся след росписи яркой линией оставался в течение нескольких секунд на теле животных. Свет асцидиозооидов в колонии может быть удивительно интенсивным и очень красивым. Кроме пиросом, светятся сальпы и аппендикулярии.

Ночью в тропическом океане вслед за идущим кораблем остается светящийся след. Волны, бьющиеся о борта судна, тоже вспыхивают холодным пламенем — серебристым, голубоватым или зеленовато-белым. В море светятся не только пиросомы. Известны многие сотни видов светящихся организмов — различные медузы, ракообразные, моллюски, рыбы. Нередко вода в океане горит ровным немерцающим пламенем от мириад светящихся бактерий. Светятся даже донные организмы. Мягкие кораллы горгонии в темноте горят и переливаются, то ослабляя, то усиливая свечение, разными огнями — фиолетовым, пурпурным, красным и оранжевым, голубым и всеми оттенками зеленого цвета. Иногда их свет похож на раскаленное добела железо. Среди всех этих животных огнетелки по яркости свечения, безусловно, занимают первое место. Иногда в общей светящейся массе воды как отдельные яркие шары вспыхивают более крупные организмы. Как правило, это бывают пиросомы, медузы или сальпы. Арабы называют их «морскими фонарями» и говорят, что их свет похож на свет месяца, слегка закрытого облаками. Овальные пятна света на небольшой глубине часто упоминаются при описании морского свечения. Например, в выписке из журнала теплохода «Алинбэк», приводимой Н. И. Тарасовым в его книге «Свечение моря», в июле 1938 г. в южной части Тихого океана были отмечены пятна света по преимуществу правильной прямоугольной формы, величина которых была приблизительно 45 см на 10 см. Свет пятен был очень ярким, зеленовато-голубым. Особенно заметно это явление стало при наступившем шторме. Этот свет испускали пиросомы. Большой знаток в области свечения моря, Н. И. Тарасов пишет, что колония пиросом может светиться до трех минут, после чего свечение прекращается сразу и полностью. Свет пиросом обычно голубой, но у утомленных, перевозбужденных и гибнущих животных он становится оранжевым и даже красным.

Однако не все пиросомы могут светиться. Описанные выше гигантские пиросомы из Индийского океана, так же как и новый вид Propyrosoma vitjasi, не имеют органов свечения. Но не исключено, что способность к свечению у пиросом непостоянна и связана с определенными стадиями развития их колоний.

Как уже говорилось, сальпы и аппендикулярии тоже могут светиться. Свечение некоторых сальп заметно даже днем. Знаменитый русский мореплаватель и ученый Ф. Ф. Беллинсгаузен, проходя в июне 1821 г. мимо Азорских островов и наблюдая свечение моря, писал, что «море было усеяно светящимися морскими животными, они прозрачны, цилиндрообразны, длиною в два с половиною и в два дюйма, плавают соединенные одно с другим в параллельном положении, составляя, таким образом, род ленты, длина коей нередко аршин». В этом описании легко узнать сальп, которые встречаются в море как поодиночке, так и колониями. Чаще светятся только одиночные формы.

Если у сальп и пиросом имеются специальные органы свечения, то у аппендикулярий светится все туловище и некоторые места студенистого домика, в котором они живут. При разрыве домика внезапно возникает вспышка зеленого свечения по всему туловищу. Светятся, вероятно, желтые капельки особых секреторных выделений, имеющиеся на поверхности тела и внутри домика.

Аппендикулярии, как уже говорилось, распространены шире, чем другие оболочники, и чаще встречаются в холодных водах. Нередко именно они обусловливают свечение воды в северной части Берингова моря, а также и в Черном море.

Свечение моря — необыкновенно красивое зрелище. Можно часами любоваться искрящимся буруном воды за кормой идущего корабля. Нам неоднократно приходилось работать в ночные часы во время экспедиции «Витязя» в Индийском океане. Большие планктонные сети, приходившие из глубины моря, часто бывали похожи на мерцающие голубоватым пламенем большие конусы, а куты их, в которых скапливается морской планктон, напоминали какие-то волшебные фонари, дающие такой яркий свет, что при нем вполне можно было читать. Вода стекала с сетей и с рук, падала на палубу огненными каплями.

Свечение моря имеет и очень большое практическое значение, не всегда благоприятное для человека. Иногда оно сильно мешает кораблевождению и ухудшает видимость в море. Яркие вспышки его могут быть приняты даже за свет несуществующих маяков, не говоря о том, что светящийся след демаскирует в ночное время военные корабли и подводные лодки и наводит на цель флот и самолеты противника. Свечение моря часто мешает морскому промыслу, отпугивая рыб и морских зверей от облитых серебристым сиянием сетей. Но, правда, и большие скопления рыб могут быть легко обнаружены в темноте по вызванному ими свечению моря.

Оболочники иногда могут вступать в интересные взаимоотношения с другими пелагическими животными. Например, пустые оболочки сальп часто используются планктонными рачками фронимами в качестве надежного убежища для выведения потомства. Фронимы абсолютно прозрачны и незаметны в воде. Забравшись внутрь сальпы, самка фронимы выгрызает все внутри туники и остается в ней. В океане часто можно найти пустые оболочки сальп, в каждой из которых сидит по одному рачку. После того как в своеобразном родильном доме выведутся маленькие рачки, они прицепляются к внутренней поверхности туники и сидят на ней довольно продолжительное время. Мать же, усиленно работая плавательными ножками, прогоняет сквозь бочонок воду, чтобы ее детям было достаточно кислорода. Самцы, видимо, никогда не поселяются внутри сальп.

Все оболочники питаются взвешенными в воде мельчайшими одноклеточными водорослями, мелкими животными и частицами органического вещества. Они являются активными фильтраторами. У аппендикулярий, например, выработалась специальная, очень сложно устроенная система фильтров и ловчих сетей для отлова планктона. Об устройстве их уже писалось выше. Некоторые сальпы обладают способностью скапливаться в огромные стаи. При этом они могут настолько сильно выедать фитопланктон в тех районах моря, где скапливаются, что серьезно конкурируют из-за пищи с зоопланктоном и являются причиной резкого уменьшения его количества. Известно, например, что у Британских островов могут образовываться большие скопления Salpa fusiformis, покрывающие площади до 20 000 квадратных миль. В районе скопления сальпы отфильтровывают фитопланктон в таком количестве, что почти нацело выедают его. При этом зоопланктон, в основном состоящий из мелких рачков Copepoda, также сильно уменьшается в количестве, поскольку Copepoda, как и сальпы, питаются плавающими микроскопическими водорослями.

Если такие скопления сальп в течение долгого времени держатся в одной и той же массе воды, и такие воды, сильно обедненные фито- и зоопланктоном, вторгаются в прибрежные области, они могут оказать серьезное воздействие на местных животных. Выметанные личинки донных животных гибнут из-за отсутствия корма. Даже сельдь становится очень редкой в таких пятнах, возможно, из-за недостатка пищи или из-за большого количества растворенных в воде продуктов обмена оболочников. Однако столь большие скопления сальп — явление недолговечное, особенно в более холодноводных районах океана. При похолодании сальпы исчезают.

Сами сальпы, так же как и пиросомы, могут иногда использоваться в пищу рыбами, но только очень немногими видами. К тому же туника их содержит очень незначительное количество усвояемых органических веществ. Известно, что в годы наиболее массового развития сальп в районе Оркнейских островов ими питалась треска. Летучие рыбы и желтоперые тунцы поедают сальп, а в желудках меч-рыбы были найдены пиросомы. Из кишечника другой рыбы — мунуса — размером 53 см однажды было извлечено 28 пиросом. Аппендикулярии также встречаются иногда в желудках рыб, причем даже в значительных количествах. Сальпами и пиросомами могут, очевидно, питаться и те рыбы, которые поедают медуз и гребневиков. Интересно, что крупные пелагические черепахи каретты, некоторые антарктические птицы поедают одиночных сальп. Однако большого значения в качестве пищевого объекта оболочники не имеют.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

(ARTHROPODA)

ОБЩИЙ ОЧЕРК

Среди всех групп беспозвоночных животных тип членистоногих[1] выделяется наибольшим разнообразием приспособлений к самым различным условиям существования, изумительным богатством форм и огромным числом видов. Число видов членистоногих приближается к 3 миллионам и намного превышает число видов всех остальных типов животных и растений, вместе взятых, включая микроорганизмы. Особенно обильны видами насекомые, на долю которых падает 90% известных видов членистоногих.

Именно тонкими приспособлениями к использованию всевозможных местообитаний, всяких источников пищи, часто недоступных для других животных, объясняется многообразие и обилие видов членистоногих.

Трудно найти такие места, где не было бы членистоногих. Они живут во всех морях и океанах — и в толще воды, и на дне, и в грунте на разных глубинах; они обитают и во всевозможных пресных водоемах — не только в реках и озерах, но и в мелких пересыхающих лужах, в подземных водах и пещерах, в скоплениях воды в дуплах деревьев. Некоторые виды приспособились к жизни в очень соленых водоемах, другие — в горячих источниках. Кажется, все разнообразие водной среды на поверхности нашей планеты освоено членистоногими.

Большая армия представителей этого типа приспособилась и к жизни вне воды — на суше, где членистоногие особенно многообразны. Весь слой почвы, пронизанный корнями растений, обильно заселен и членистоногими — во многих лесных и луговых почвах миллион особей клещей и ногохвосток на 1 м^2 не редкость. Огромное количество членистоногих обитает на поверхности различных частей растений и внутри растительных тканей.

Многие членистоногие — паразиты, постоянные или временные, наружные или внутренние, как других видов членистоногих, так и животных, относящихся к другим типам, причем, например, среди насекомых число видов паразитов не многим, вероятно, уступает числу остальных видов. Иногда членистоногие столь изменяются под влиянием паразитического образа жизни, что даже перестают быть похожими на членистоногих.

Какими только способами, какими только веществами членистоногие не питаются. Одни фильтруют воду, потребляя мелкие планктонные организмы и мелкие взвешенные частицы разлагающихся остатков организмов; другие роются в грунте или почве, пропуская через кишечник большое количество минеральных частиц, чтобы усвоить рассеянные между ними органические вещества; есть членистоногие, которые питаются такими трудноперевариваемыми веществами, как рог и воск; есть существующие за счет клетчатки. Некоторые способны усваивать с помощью симбиотических микроорганизмов атмосферный азот. Огромное число представителей разных классов членистоногих — хищники и паразиты; для наземных членистоногих, особенно насекомых, один из основных источников пищи — ткани живых высших растений.

Во всех климатических зонах можно встретить членистоногих. Огромно их количество и велико многообразие в тропиках, но есть они и в высоких широтах Арктики и на побережье Антарктиды, где относительно недавно обнаружены новые виды клещей и ногохвосток. Членистоногих можно встретить и в самых сухих пустынях. Образно можно сказать, что членистоногие — это тип животных, который по полноте овладения поверхностью земного шара не имеет равных.

По многим признакам строения членистоногие близки к кольчатым червям, особенно к полихетам. От близких к ним форм когда-то давно, еще в те геологические эпохи, в отложениях которых не сохранилось ископаемых остатков, отделились предки современных членистоногих.

Членистоногие, как и кольчатые черви,— это двусторонносимметричные сегментированные животные. Сходство членистоногих с кольчецами проявляется не только в наружной сегментации.

[1] Принимая во внимание филогенетические отношения, тип членистоногих (Arthropoda) следовало бы поместить перед типом иглокожих (Echinodermata). Но поскольку, по техническим причинам, большая часть групп членистоногих описывается в следующем, 3-м томе, настоящий том завершается характеристикой типа членистоногих и класса ракообразных.

Центральная нервная система у более примитивных членистоногих очень сходна с лестничной нервной системой полихет.

Специфические признаки членистоногих связаны с тем, что у них тело покрыто очень плотной и прочной кутикулой, которая нередко образует очень твердый панцирь. Кутикула у членистоногих выделяется наружным слоем клеток, так называемой гиподермой, имеет очень сложное строение и сложный химический состав. Раньше считали, что у членистоногих кутикула состоит только из хитина. Теперь выяснилось, что, кроме хитина, в состав ее входят многие другие соединения, в основном задубленные белки, и что у большинства членистоногих на долю хитина падает не больше трети веществ, из которых состоит кутикула. Хитин — это сложный полисахарид, в состав молекулы которого входят атомы азота. Хитин эластичен, прочен и устойчив к химическим воздействиям. Нередко в кутикуле содержится много карбоната кальция.

Прочность и твердость кутикулы членистоногих настолько велики, что в тех местах, где она достигает большой толщины, покровы становятся негибкими. Подвижность сегментов тела друг относительно друга, обеспечивающая движение, у членистоногих достигается тем, что между твердыми участками (склеритами) сохраняются перепончатые участки с очень тонкой кутикулой; такие перепонки на сгибах образуют складки, расправляющиеся при растягивании тела. Далеко не все сегменты у членистоногих подвижны друг относительно друга, очень часто наблюдается полное слияние соседних сегментов, особенно в передних отделах тела.

В теле членистоногих обычно можно различить 3 отдела — голову, на которой находятся основные органы чувств, служащие для ориентировки в пространстве (глаза, усики и др.), и органы захватывания пищи. Сегменты головы у членистоногих слитные. Далее следует грудь — тот отдел тела, на котором располагаются основные двигательные придатки — ноги, а у насекомых и крылья. Задний отдел тела называется брюшком. У некоторых членистоногих (например, у многоножек, а из ископаемых — у трилобитов) все туловищные сегменты более или менее однородны, и тогда в теле животного различают только 2 отдела — голову и туловище. У многих членистоногих (у паукообразных, десятиногих раков) головной и грудной отделы сливаются. А у клещей вообще утрачиваются границы между отделами, тело слитное.

Передвигаются членистоногие с помощью конечностей.

Поскольку конечности у членистоногих, как и все тело, покрыты кутикулой, их движение возможно тоже только при разделении ног на членики. По строению конечностей, на которые опираются членистоногие при движении по твердой поверхности или с помощью которых они плавают, весь тип и получил свое название.

Некоторые конечности на голове членистоногих превращаются в ротовые органы — челюсти, использующиеся хотя бы частично для захватывания или размельчения пищи. Это тоже признак, характерный для типа членистоногих. Ротовые части бывают настолько видоизменены, что их трудно даже признать конечностями, например хоботок комара или клопа. Число пар ног, которые служат для передвижения, неодинаково у разных членистоногих. Для насекомых характерно развитие 3 пар двигательных конечностей, для паукообразных — 4 пар, а у некоторых многоножек число ног превышает сотню.

Нередко туловищные конечности служат не только как ноги, но и как жабры, присоски и другие органы.

У членистоногих двигательная мускулатура состоит из отдельных мышц, концы которых присоединяются к разным утолщенным участкам покровов, отделенным друг от друга мягкой перепонкой. Движение членистоногих обеспечивается не изгибами тела при сокращении всей мускулатуры туловища, как у червей, а сокращениями обычно немногих мышц, связанных с конечностями или другими двигательными придатками (крылья насекомых, вилочка ногохвосток и др.). Мышцы членистоногих обладают исключительно высокой способностью к сокращению. Все они поперечнополосатые, причем обнаруживаемая под микроскопом поперечная исчерченность мышечных волоконец у членистоногих выражена больше, чем у позвоночных,— мышцы членистоногих сильнее наших, если, конечно, учитывать размеры. Так как панцирь членистоногих служит и местом прикрепления двигательных мышц, он является и скелетом, называемым «наружным» в отличие от привычного нам внутреннего скелета позвоночных.

Панцирь членистоногих лишь в результате долгой эволюции стал скелетом. А сначала утолщение и упрочнение покровов у обитавших в морях далеких червеобразных предков членистоногих служило, надо полагать, приспособлением к защите внутренних органов от повреждений. Утолщение и уплотнение кутикулы делает ее менее проницаемой. Поэтому понятно, что только очень мелкие членистоногие, имеющие тонкие покровы, живущие в воде или в очень влажных местах, могут дышать всей поверхностью тела.

У всех более крупных членистоногих, имеющих и более плотные покровы, обязательно развиваются специальные дыхательные органы, поверхность которых покрыта такой тонкой кутикулой, что через нее легко может поступать кислород.

У живущих в воде членистоногих это жабры. Для дыхания в воде важно, чтобы поверхность жабр была возможно большей. Поэтому жабры

всегда представляют собой тонкие листовидные выросты или пучки пальцевидных отростков. Обычно жабрами у членистоногих становятся конечности или их части. В воде благодаря большой ее плотности даже тоненькие жаберные листочки не слипаются друг с другом. Поэтому на небольшом участке тела (в остальных местах защищенного плотными покровами) может разместиться много листовидных жабр.

Для доставки кислорода от жабр ко всем удаленным от них органам служит кровеносная система и полостная жидкость. У членистоногих кровеносная система представлена расположенным в спинной части тела пульсирующим, обычно продолговатым сосудом — с е р д ц е м. Кровь поступает в сердце через закрывающиеся клапанами боковые отверстия, а выталкивается из него в полость тела или непосредственно, или через немногие крупные сосуды — система кровообращения незамкнутая. У крупных морских членистоногих, имеющих толстый панцирь — у омаров, мечехвостов,— в крови есть дыхательный пигмент гемоцианин, сходный по химическому составу с нашим гемоглобином, но придающий крови не красный, а синеватый цвет: в состав гемоцианина входит не железо, как в гемоглобине, а медь. Гемоцианин легко присоединяет кислород при прохождении крови через жабры и отдает его внутренним органам. Так как у членистоногих кровеносная система незамкнутая, правильнее называть их «кровь» «гемолимфой», но и термином «кровь» зоологи широко пользуются.

На открытой поверхности суши ни кожное дыхание, ни дыхание с помощью жабр невозможно — легкопроницаемые участки покровов пропускают воду и быстро подсыхают, теряя проницаемость. Поэтому водные организмы, извлеченные на сушу, погибают от потери воды или от недостатка поступающего кислорода. На суше только скрытоживущие мелкие членистоногие, обитающие в таких местах, где воздух всегда насыщен водяным паром, например в почве, могут дышать всей поверхностью тела (мелкие клещи, ногохвостки, симфилы). Жизнь на суше вне влажных укрытий требует развития непроницаемых для испарения покровов, а такие покровы не пропускают и кислород.

У наземных членистоногих развиваются особые дыхательные органы — либо «легкие», представляющие глубокие мешковидные впячивания со складчатыми стенками, открывающиеся наружу лишь небольшими отверстиями (у пауков, скорпионов), либо (у большинства наземных членистоногих) трахеи. Т р а х е и представляют собой тонкие, обычно обильно ветвящиеся трубочки, открывающиеся наружу маленьким входным отверстием («дыхальцем») на поверхности тела. Ветви этих трубочек омываются полостной жидкостью, а самые мелкие ответвления доходят до отдельных клеток. Из тонких трубочек трахей вода через дыхальца испаряется очень медленно, и потери ее незначительны, а кислород по ним проникает быстро и легко.

Уже далекие предки разных групп членистоногих приспособились к жизни в разных средах. Можно назвать группу водных членистоногих, к которым относятся ракообразные, выделяемую в подтип *жаброды шащих*. Правда, среди современных ракообразных есть и такие, которые живут на суше (мокрицы), но по всем признакам они очень близки к своим водным родичам. Другой подтип — *трахейнодышащие* — представлен типично наземными членистоногими — различными группами многоножек и насекомых. Они прекрасно приспособлены к жизни на суше. В их покровах содержатся воско- и жироподобные вещества, защищающие организм от высыхания, а все системы органов, связанных с расходованием воды,— выделительная и дыхательная — действуют так, что влага расходуется минимально. Среди насекомых есть отдельные виды, проводящие всю жизнь или часть ее в воде, но строение таких водных насекомых явно показывает их происхождение от обитавших на суше предков.

За длившуюся сотни миллионов лет историю эти группы обособились в связи с приспособлениями к жизни в двух разных средах —в воде и на суше.

Третий подтип членистоногих — *хелицеровые* — очень существенно отличается и от ракообразных, и от трахейнодышащих. Среди хелицеровых есть и водные представители — мечехвосты, обитающие в морях, и наземные — паукообразные.

В ископаемом состоянии сохранилось много остатков хелицеровых. Их изучение, дополняющее изучение современных представителей, показывает, как шло разделение классов в результате приспособления к жизни в разных средах — в воде и на суше. Изучение всех групп членистоногих убеждает в том, что переход их к жизни на суше был связан со способностью к выработке предохраняющих от испарения влаги покровов, к сохранению в теле воды, без которой невозможна жизнь.

У членистоногих, хорошо приспособившихся к жизни на суше, панцирь бывает нередко тоньше, чем у обитающих в воде, но зато на его поверхности отлагается очень тонкий слой воскоподобных и жироподобных веществ, не пропускающих пары воды. Этот слой защищает организм от высыхания и препятствует испарению. Поэтому у всех членистоногих, живущих открыто на поверхности суши, есть специальные органы дыхания. Те членистоногие, у которых специальных органов дыхания нет, которые дышат всей поверхностью кожи, вынуждены обитать во влажных укрытиях — в почве, в лесной подстилке и т. д., только иногда по ночам и после сильных дождей показываясь на поверхности.

У наилучшим образом приспособившихся к жизни на суше членистоногих чаще всего развивается трахейная система. Не только дыхательная, но и другие системы органов меняются у членистоногих с переходом к жизни на суше.

Выведение растворенных вредных продуктов разрушения белков у водных членистоногих происходит непосредственно во внешнюю среду через отверстия выделительных органов, открывающиеся у основания конечностей головного или грудного отдела. А у всех членистоногих, наилучшим образом приспособившихся к жизни на суше, — у пауков, многоножек, насекомых — выделительные трубочки («мальпигиевы сосуды») открываются в начале задней кишки. По мере прохождения по ней непереваренных остатков пищи и продуктов выделения из тех и из других стенки задней кишки всасывают воду, столь труднодоступную для жителей суши, а экскременты и продукты обмена выводятся из кишечника в обезвоженном состоянии.

Приспособившиеся к жизни на суше членистоногие выработали способность запасать много жира в особом образовании — жировом теле. Главная роль жирового тела состоит в том, чтобы в критические периоды, когда организм не может получить воду извне, снабжать его... водой!

При окислении жиров образуется много воды (так называемая «метаболическая вода»), которая и идет на покрытие расхода влаги животным. В этом отношении насекомые сходны с верблюдами, у которых при длительных переходах через пустыню используется вода, образующаяся при окислении запасов жира в горбу. У водных групп членистоногих (ракообразных, мечехвостов) жирового тела не бывает.

Исключительно многообразны у членистоногих типы питания и характер пищи, от которых зависит строение ротовых органов и кишечника. При переходе к жизни в воздушной среде большую роль в завоевании членистоногими суши сыграло приспособление к питанию высшими растениями. Цветковые растения черпают влагу из почвы и сами становятся источником воды для наземных животных. Представители многих групп насекомых, некоторые клещи и совсем немногие многоножки и мокрицы способны к питанию живыми тканями высших растений. Многие наземные членистоногие питаются разлагающимися тканями растений, а многие — хищники или паразиты. Но все они, завоевывая сушу, следовали за высшими растениями — не только создателями поедаемых питательных веществ, но и живыми резервуарами влаги.

Наружный панцирь членистоногих настолько плотен, что в затвердевшем состоянии не растягивается. Поэтому рост членистоногих сопровождается *линьками*. У растущего животного старый панцирь становится тесным, лопается, обычно сперва на спине, и сбрасывается. И только в короткий период, пока новый панцирь, образовавшийся под ним, не затвердеет, животное может увеличиваться в размерах. Во время сбрасывания старых покровов, которые сходят не только со всей наружной поверхности тела, но и со всех конечностей, в том числе и с ротовых органов, а также с передней и задней кишки и со всех дыхательных органов, членистоногие бывают вялыми, малоподвижными, не питаются и стараются спрятаться в каких-либо укрытиях.

Рост у членистоногих не непрерывный процесс, а ступенчатый, размеры тела увеличиваются скачкообразно — сразу после линьки. У многих членистоногих во время линьки происходит и большее или меньшее изменение строения тела. Часто взрослое животное приспособлено к совсем иному образу жизни, чем молодое, и потому особи разных возрастов (возрастом у членистоногих называется период между линьками) бывают даже совсем непохожи друг на друга. В таком случае развитие сопровождается метаморфозом. Превращение гусеницы в куколку, а куколки в бабочку может служить общеизвестным примером.

Образ жизни разных членистоногих неодинаков. Многие из них отличаются очень сложным поведением, что всегда связано с высоким развитием органов чувств и центральной нервной системы.

У большинства членистоногих хорошо развиты глаза. Глаза у членистоногих бывают простые, имеющие одну линзу, и сложные, или фасеточные. У высших представителей всех подтипов глаза сложные, фасеточные, состоящие из множества расположенных плотно рядом друг с другом маленьких глазков. Иногда число глазков (так называемых омматидиев) в фасеточном глазу измеряется несколькими тысячами (рис. 185). Фасеточные глаза характерны для высших ракообразных, мечехвостов и насекомых. Такие глаза были и у живших в палеозойскую эру трилобитов — членистоногих, полностью вымерших в конце этой эры. Каждый омматидий воспринимает только одну точку находящегося перед ним предмета (рис. 186). В результате сложный глаз дает изображение, состоящее из большого числа отдельных точек, т. е. мозаичное (как тоновое клише в книге) и прямое (рис. 187, см. т. 3, табл. 18). Вспомним, что изображение, полученное в нашем глазу, перевернутое и цельное!

Глаза членистоногих, оказывается, могут воспринимать не только те лучи, которые видимы для нашего глаза, но и ультрафиолетовую часть спектра. Например, многие цветы, которые нам кажутся равномерно белыми, для насекомых оказываются пестрыми; у таких цветов есть не видимый нами ультрафиолетовый рисунок (см. т. 3, табл. 19).

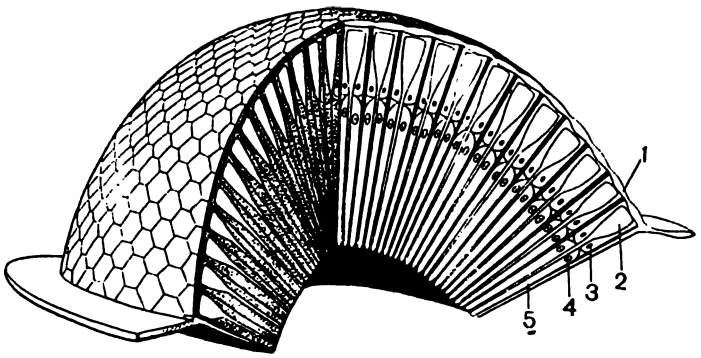
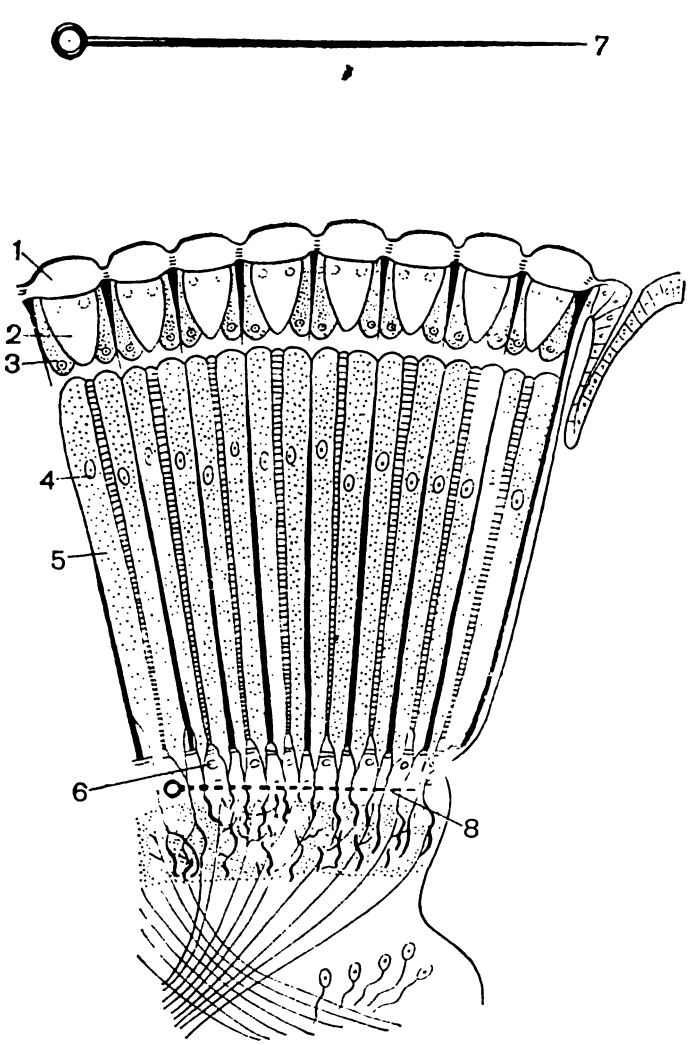


Рис. 185. Сложный глаз насекомого с вырезанным сектором (схема):

1 — линзы роговицы (фасетки); *2* — кристаллические конусы; *3* — главные пигментные клетки; *4* — ядра зрительных клеток; *5* — рабдомы.

Рис. 186. Схематический разрез через фасеточный глаз насекомого:

1 — линзы роговицы; *2* — кристаллические конусы; *3* — главные пигментные клетки; *4* — ядра зрительных клеток; *5* — рабдомы; *6* — нервные клетки сетчатки; *7* — рассматриваемый предмет; *8* — мозаичное изображение предмета в глазу.



И наземные и водные членистоногие способны различать обычный свет и так называемый поляризованный (те световые лучи, электромагнитные колебания которых совершаются в одной плоскости). Поскольку для рассеянного света неба характерна определенная степень поляризации лучей в меридиональной плоскости, членистоногие по небу, как по компасу, могут ориентироваться и в ясные и в пасмурные дни. Таким образом, членистоногие различают не только частоту, но и плоскость колебаний световых лучей.

Мы не ощущаем магнитные волны. А например, самки термитов в гнезде лежат так, что ось их тела направлена по магнитному меридиану, а если поместить рядом сильный магнит, меняют свое положение. Как воспринимают членистоногие магнитные волны, пока не выяснено. Отмечено, что членистоногие могут реагировать и на короткие радиоволны.

Хорошо развит и слух у членистоногих. Звуковые волны определенной длины (чаще короткие) они воспринимают с помощью тонких слуховых волосков на поверхности тела, особенно на усиках, с помощью специальных слуховых органов, напоминающих по строению струну, натянутую над резонаторной ямкой (как струна на балалайке). Часто наземные членистоногие издают ультразвуки, которых мы не слышим, с помощью различных «стридуляционных» органов, по принципу действия напоминающих струну и смычок.

Особенно замечательна способность членистоногих воспринимать запахи — ничтожные концентрации многих веществ, растворенных в воде или взвешенных в воздухе. Никакие наши химические приборы не дают возможности уловить такие слабые концентрации вещества, а насекомые, например, могут по ним ориентироваться. Бабочки совки могут прилетать за километр на тарелку с бродящей патокой, а самцы шелкопрядов летят за километры на не ощущаемый нами и вблизи запах коробки, в которой сидела самка. Не менее тонко восприятие и запахов, и содержания солей водными членистоногими. Многие наземные членистоногие (мокрицы, личинки насекомых) способны улавливать разницу в относительной влажности воздуха порядка 1—2%.

У водных членистоногих прекрасно развиты органы равновесия.

Наиболее универсальное чувство, присущее всем членистоногим, — осязание. Осязательную функцию выполняют многочисленные волоски на поверхности тела членистоногих. Для многих членистоногих, особенно для донных, почвенных и живущих в тканях растений и животных, характерно стремление к наибольшей поверхности контакта с твердыми предметами — **тигмотаксис**.

Многообразная «информация», получаемая из внешнего мира органами чувств членистоногих, требует «обработки информации» центральной нерв-

ной системой. Головной мозг — парные скопления нервных клеток над пищеводом — у высших активных членистоногих очень хорошо развит, в нем различается несколько отделов, связанных с основными органами ориентировки в пространстве, расположенными в головном отделе. Чем сложнее поведение членистоногого, чем многообразнее условия, с которыми животное сталкивается, и чем сложнее ответы организма на воздействия среды, тем более сложно строение головного мозга. Головной мозг у членистоногих связан окологлоточным нервным кольцом с брюшной нервной цепочкой. Исходным у членистоногих, по-видимому, является соответствие каждому сегменту тела пары ганглиев брюшной нервной цепочки. Но при слиянии отдельных сегментов и даже отделов тела друг с другом происходит уменьшение числа нервных узлов, частично сливающихся друг с другом, частично исчезающих. Степень расчленения или слитности брюшной цепочки связана со степенью расчленения или слитности тела, и концентрация узлов брюшной нервной цепочки не может служить показателем сложности поведения.

Поведение членистоногих, особенно в период размножения (спаривание, забота о потомстве), бывает очень сложным, в чем можно убедиться из знакомства с приводимыми ниже описаниями образа жизни разных представителей этого типа. Очень часто поведение определяется прямой реакцией на раздражение, например приближение к источнику света (положительный фототаксис) или уход от света (отрицательный фототаксис). Еще более распространены реакции на раздражение путем усиления или ослабления подвижности (кинезисы). Например, многие насекомые активнее двигаются при более сильном или слабом освещении и малоподвижны при среднем. Таким образом, после ненаправленного быстрого движения они, наконец, попадают в благоприятные для себя условия освещения и перестают двигаться.

Кроме непосредственных стандартных ответов на раздражения (безусловных рефлексов), для членистоногих очень характерны и сложные цепи наследственно закрепленных рефлекторных действий (инстинкты). Инстинкты представляют такое сложное поведение, какое в нормальных для данного вида условиях является целесообразным, но оно остается неизменным и при изменении условий и поэтому может становиться нецелесообразным.

Например, роющие осы вырывают норку, приносят в нее парализованное насекомое, которым должна питаться личинка, откладывают на добычу яйцо и заделывают норку. Все действия осы «целесообразны». Но если в процессе деятельности осы, когда она приступает к заделыванию норки, вынуть и добычу и яйцо, оса завершает свою уже ненужную работу по замуровыванию норки.

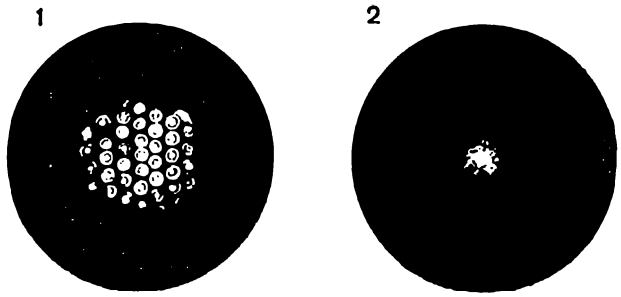


Рис. 187. Изображение пламени свечи в глазу жука светляка (Lampyris):
1 — в наружном слое фасеточного глаза, *2* — на сетчатке.

Наряду со сложными формами инстинктивного поведения у членистоногих (высшие ракообразные, пауки, высшие насекомые) прослеживаются и индивидуальные навыки; у них можно выработать и условные рефлексы. Мало того, например, пчелы могут передавать друг другу приобретенные навыки, обмениваться информацией. Определенными телодвижениями рабочая пчела сообщает другим пчелам в улье, в каком направлении надо лететь за взятком.

Членистоногим, несомненно, свойственны многие проявления высшей нервной деятельности, которую еще недавно считали характерной только для позвоночных.

Все членистоногие размножаются половым путем — обычно с оплодотворением, но иногда и без оплодотворения (партеногенетически). Большинство членистоногих раздельнополые, но некоторые, ведущие неподвижный образ жизни (например, усоногие ракообразные) или паразитические формы (например, некоторые равноногие ракообразные),— гермафродиты.

Типы оплодотворения у членистоногих разнообразны.

У водных членистоногих, например мечехвостов, бывает настоящее наружное оплодотворение, когда самка откладывает яйца в воду, а самец туда же выводит семенную жидкость. Проникновение сперматозоида в яйцо происходит при наружном оплодотворении во внешней среде — в воде.

Часто при наружном оплодотворении у водных членистоногих самец прикрепляет «пакеты» с семенной жидкостью (сперматофоры) к выводным половым отверстиям самок — откладываемые яйца оплодотворяются во внешней среде, но вероятность оплодотворения каждого яйца в таком случае увеличивается.

С переходом к жизни на суше низшие членистоногие, обитающие во влажной среде — в почве, в гнилой древесине и т. п. (многие клещи, скорпионы, ложноскорпионы, многоножки, ногохвостки и др.), выработали новый способ оплодотворения. Самцы откладывают сперматофоры во внешнюю среду, как при наружном оплодотворении (на

землю, на остатки растений), а самки подбирают их своими половыми отверстиями, и, таким образом, проникновение сперматозоидов в яйцо осуществляется внутри организма самки, как при внутреннем оплодотворении. Такое оплодотворение называется наружно-внутренним.

У обитающих на поверхности суши в открытой атмосфере членистоногих оплодотворение внутреннее: самцы вводят семенную жидкость непосредственно в половые отверстия самок. Проникновение сперматозоида в яйцо происходит в защищенных от высыхания условиях внутри материнского организма.

В отдельных группах водных членистоногих, например у усоногих раков, также выработалась способность к внутреннему оплодотворению, повышающая плодовитость.

У большинства членистоногих наблюдается откладка яиц, живорождение встречается редко, например у некоторых двукрылых насекомых. Чаще наблюдается яйцеживорождение: самка рождает живых детенышей, однако развитие детенышей происходит за счет питательных запасов яйца, но не во внешней среде, а в яйцеводах самок (например, у тлей).

Как упоминалось, развитие многих членистоногих происходит со сложным превращением. В тех случаях, когда взрослая особь и форма, вышедшая из яйца, резко различаются по строению, молодые особи называются личинками.

У малоподвижных или неподвижных морских ракообразных расселяются подвижные личинки. У очень подвижных во взрослом состоянии крылатых насекомых личинки — в основном питающаяся стадия.

В тех случаях, когда яйца богаты желтком, из них выходят молодые членистоногие, уже похожие на взрослых. Такое развитие характерно для многих пресноводных ракообразных, паукообразных и некоторых насекомых.

Членистоногие — древние животные.

Самые достоверные данные, на основании которых можно судить о происхождении тех или иных групп животных, дают исследования ископаемых окаменевших остатков организмов или их отпечатков в слежавшихся и окаменевших наслоениях ила, песка или глины, под наносами которых трупы животных были погребены. Но не от всех прошедших эпох, когда уже существовала на Земле жизнь, сохранились ископаемые остатки организмов. Отложения самых древних периодов развития жизни на Земле подвергались в течение последующих эпох таким сильным изменениям, что точно установить, какие организмы обитали на Земле около миллиарда лет назад, невозможно, сколько-нибудь уцелевших остатков животных из отложений более древних, чем палеозойские, не сохранилось. А уже в самых глубоких («нижних») осадочных породах кембрийского периода палеозойской эры (отлагавшихся более полумиллиарда лет назад) встречаются трилобиты (см. т. 3, рис. 3) — животные с явно выраженными признаками членистоногих, имевшие развитой наружный скелет, расчлененные конечности, сложные глаза и другие свойственные представителям типа Arthropoda признаки организации. Трилобиты — подтип членистоногих, полностью вымерший в конце палеозойской эры (длившейся 300—350 млн. лет).

Из кембрийских отложений известны и ракообразные, некоторые из которых относятся к современным отрядам, с силурийского периода известны родичи мечехвостов (см. т. 3, табл. 1) и даже скорпионов (см. т. 3, табл. 5, *1*, 7), в девонских отложениях были найдены остатки ногохвосток, а московский палеонтолог Б. Б. Родендорф установил, что в девоне жили и крылатые насекомые. Все эти данные свидетельствуют о том, что тип членистоногих отделился от каких-то животных, похожих на кольчецов, очень давно. Поэтому точно установить родственные связи различных членистоногих очень трудно. Несомненно, что одной из первых оформившихся групп членистоногих были трилобиты. В палеозое трилобиты достигли расцвета, они буквально кишели в прибрежной зоне морей и океанов 500 млн. лет назад. Трилобиты сохранились в ископаемом состоянии настолько хорошо, что по некоторым остаткам удалось не только исследовать их внутреннее строение, но на шлифах изучить даже микроскопическую структуру тканей этих животных, а также проследить их развитие. А применяя некоторые методы современной химии, удалось даже выяснить, что в их крови был гемоцианин, как у современных высших ракообразных.

Из современных групп членистоногих наиболее близки к трилобитам, по-видимому, мечехвосты (см. т. 3, табл. 1), личинки которых несколько сходны с трилобитами, а зародыши — с личинками трилобитов («протаспис» — см. т. 3, рис. 2).

Мечехвосты и паукообразные имеют ряд общих черт строения, позволяющих их объединить в единый подтип хелицеровых (Chelicerata).

По характеру органов дыхания и ряду других признаков некоторые общие с трилобитами черты имеют и ракообразные (класс Crustacea). Однако непосредственных родственных связей между трилобитами и ракообразными установить нельзя. Ракообразные представляют особый подтип жабродышащих (Branchiata) в типе членистоногих. А так как среди современных ракообразных многие имеют более примитивное строение, чем хелицеровые, принято рассмотрение типа членистоногих начинать с них.

Последний подтип — трахейнодышащие (Tracheata) объединяет различных многоножек и насекомых, т. е. типично наземных членистоногих.

В настоящее время не вызывает сомнений происхождение насекомых от каких-то древних членис-

тоногих, близких к многоножкам, а многоножек — от очень примитивных червеобразных членистоногих.

Вероятно, водные хелицеровые произошли от общих предков с трилобитами — это была другая ветвь эволюционного развития членистоногих. А приспособившиеся к жизни в водной среде ракообразные, сохранившие много черт древних членистоногих, представляют третью основную ветвь развития членистоногих.

Знакомство с типом членистоногих и с его многообразными представителями удобнее всего начинать с подтипа жаброды шащих, с класса ракообразных.

ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ

(BRANCHIATA)

КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ

(CRUSTACEA)

Бесконечно разнообразны водоемы, существующие на нашей Земле,— от необозримого океана, глубина которого достигает почти 11 км, до маленьких пересыхающих луж и капиллярных вод, пропитывающих морской и речной песок. Различны их температура, соленость, кислотность, газовый режим и все остальные условия обитания в них живых организмов.

Немногие группы многоклеточных животных приспособились к жизни в этих столь разнообразных условиях. Большинство обитает или в морской, или в пресной воде, или на дне, или в толще воды, ведет или свободный, или паразитический образ жизни. Этого никак нельзя сказать о ракообразных.

Ракообразные населяют любые существующие на Земле водоемы, пресноводные и морские, маленькие и большие, живут на дне и в толще воды, проникают в подземные воды, опускаются на предельные глубины Мирового океана. Большинство ракообразных свободно передвигается по дну или в толще воды, но среди них есть и сидячеприкрепленные виды, например морские желуди и морские уточки, есть и паразиты, прикрепляющиеся к рыбам и другим водным животным. Водная среда — царство ракообразных, однако некоторые из них приспособились и к жизни на суше. Таковы общеизвестные мокрицы, некоторые тропические крабы и раки-отшельники.

Многие ракообразные чрезвычайно многочисленны. Морской планктон на всех широтах и на всех глубинах в основном (не менее чем на 90% по массе) состоит из ракообразных. Очень велико значение ракообразных и в планктоне пресных вод. Донные ракообразные также нередко встречаются в массовом количестве.

Ракообразные играют очень важную роль в экономике природы. Органическое вещество в водоемах создается главным образом за счет жизнедеятельности микроскопических водорослей. Ракообразные поедают эти водоросли и сами, в свою очередь, поедаются рыбами. Они выступают в качестве посредников, делающих создаваемое в водоемах органическое вещество доступным для рыб. С другой стороны, они используют в пищу огромные массы погибших водных животных, обеспечивая таким образом очищение водоемов.

Существование почти всех рыб, как морских, так и пресноводных, в значительной степени зависит от ракообразных. Некоторые рыбы, например сельдь, всю жизнь питаются планктонными ракообразными, другие используют их только вскоре после выхода из икринки, а затем переходят на какую-нибудь другую пищу. Для гигантов моря — беззубых китов — ракообразные служат основной пищей.

Многие ракообразные непосредственно используются человеком в качестве высокоценного пищевого продукта. Во многих странах развит промысел креветок, крабов, омаров, лангустов и некоторых других съедобных видов. Проведены успешные опыты по использованию морских планктонных ракообразных для добывания витаминов, жиров и других важных веществ. На рыбоводных заводах разводятся некоторые виды ракообразных в качестве корма для молоди рыб.

Размеры тела ракообразных колеблются в очень широких пределах — от долей миллиметра до 80 см. Столь же разнообразны форма их тела, строение его частей, окраска и другие признаки.

В настоящее время известно около 30 000 видов ракообразных.

Тело ракообразных, так же как и других членистоногих, покрыто кутикулой, содержащей хитин. Она служит животным в качестве наружного скелета и защищает их от вредных внешних воздействий, но, с другой стороны, препятствует их беспрерывному росту. Поэтому время от времени ракообразные линяют — сбрасывают старую кутикулу и, пока не затвердела новая, быстро растут. Многие виды после линьки оказываются совершенно беспомощными и вынуждены укрываться от врагов в каких-нибудь убежищах.

Тело ракообразных состоит из отдельных сегментов, частично срастающихся друг с другом. Каждый сегмент снабжен парой членистых конечностей, но нередко в процессе эволюции некоторые конечности исчезают. Сегменты тела группируются в три отдела, имеющиеся и у других членистоногих,— голову, грудь и брюшко.

Голова представляет собой результат слияния головной лопасти и 4 следующих за ней сегментов и снабжена соответственно 5 парами придатков— передними и задними антеннами, находящимися у взрослых особей перед ротовым отверстием (только у Cephalocarida задние антенны расположены позади рта), жвалами, или мандибулами, и двумя парами челюстей, или максилл. Обе пары антенн служат в первую очередь органами чувств. Они богаты различными чувствительными щетинками, осуществляющими функции обоняния, осязания и чувства химического состава воды. Жвалы размельчают пищу, челюсти фильтруют пищевые частицы и участвуют в процессе подачи пищи ко рту.

На голове помещаются также глаза. Обычно у ракообразных есть пара сложных фасеточных глаз, устроенных так же, как у других членистоногих. Иногда глаза сидят на стебельках, иногда непосредственно на поверхности головы. У некоторых ракообразных, например у ветвистоусых, сложные глаза сливаются в один непарный глаз. У личинки ракообразных — науплиуса — сложные глаза еще не развиты, но имеется один непарный простой, так называемый науплиальный глаз. У многих ракообразных этот глаз сохраняется и у взрослых, а у веслоногих он служит единственным светочувствительным органом в течение всей их жизни. У глубоководных и подземных видов глаза исчезают.

Задний край головы многих ракообразных снабжен покрытой кутикулой складкой, которая охватывает сверху и с боков весь грудной отдел тела или его переднюю часть. Это — карапакс, имеющий форму щита, двустворчатой раковины или полуцилиндра. В тех многочисленных случаях, когда карапакс отсутствует (жаброногие, веслоногие, бокоплавы, равноногие и др.), он исчез вторично. Карапакс не только служит защитным образованием, но и определяет направление токов воды, необходимых для питания и дыхания.

Грудной и брюшной отделы тела у разных ракообразных состоят из различного числа сегментов. Нередко один или несколько передних грудных сегментов срастаются с головой и их конечности преобразуются в так называемые **п о г о ч е л ю с т и**, принимающие участие в захватывании пищи.

Брюшко заканчивается **т е л ь с о н о м**, соответствующим пигидию многощетинковых червей.

У наиболее примитивных ракообразных грудные ножки выполняют три основные функции — двигательную, дыхательную и функцию подачи пищи ко рту. Каждая ножка снабжена несколькими лопастями, расположенными на ее внутреннем и наружном краях. Некоторые из наружных лопастей превращены в жабры, другие лопасти вызывают ток воды ко рту, третьи служат веслами. У более высокоорганизованных ракообразных наблюдается разделение функций между разными конечностями: одни используются только для передвижения, другие — только для дыхания, третьи — только для захватывания пищи.

Чрезвычайно характерным для ракообразных следует считать способ их дыхания. Как все настоящие водные животные, они дышат жабрами, через тонкие стенки которых растворенный в воде кислород проникает в кровь. Даже сухопутные ракообразные — мокрицы имеют жабры и используют кислород смачивающего их тонкого слоя влаги. Обыкновенно жабрами служат выросты грудных ног, но у равноногих и ротоногих ракообразных в жабры превращены брюшные конечности. У части ракообразных (веслоногие, мистакокариды, усоногие, ракушковые) жабр нет и дыхание совершается всей поверхностью тела.

Кровь приводится в движение биением сердца, которое помещается недалеко от жабр. У ракообразных, жабры которых находятся на брюшном отделе, сердце помещается сзади, у остальных оно расположено в грудном отделе. Кровеносные сосуды есть только у представителей подкласса высших ракообразных, у остальных кровь течет по полостям между внутренними органами (рис. 188).

В крови часто растворены дыхательные пигменты — красный гемоглобин и синий гемоцианин, в котором железо заменено медью. Дыхательные пигменты могут связывать большое количество кислорода.

Питаются ракообразные различной пищей. Одни фильтруют имеющуюся в воде взвесь, включающую и мелкие организмы — бактерии, одноклеточные водоросли и т. д., другие своими жвалами откусывают куски мертвых и живых животных или растений. Пища перетирается жвалами и попадает в рот, а оттуда в пищевод. Задняя часть

пищевода у большинства ракообразных преобразована в желудок, в котором иногда имеются кутикулярные зубы, завершающие измельчение пищи. Экскременты удаляются через анальное отверстие, расположенное на тельсоне.

Органами выделения служат железы, открывающиеся наружу или при основании задних максилл (*максиллярные железы*), или при основании задних антенн (*антеннальные железы*). Эти железы соответствуют метанефридиям кольчатых червей. Выделяемая ими моча у многих пресноводных ракообразных очень бедна солями. Животные удаляют из полости тела воду, и концентрация солей в их полостной жидкости оказывается выше, чем в окружающей среде.

Почти все ракообразные *раздельнополы*, только усоногие и некоторые десятиногие — *гермафродиты*. Обыкновенно самцы резко отличаются от самок внешним видом или размерами. У одних ракообразных самцы крупнее, у других мельче самок. Часто у самцов есть какие-нибудь приспособления, помогающие им удерживать самку во время спаривания. Спаривание заключается в том, что самец прикрепляет близ половых отверстий самки *сперматофор*, т. е. кучку сперматозоидов, одетую оболочкой. Когда самка начинает откладывать яйца, вместе с ними выделяется вещество, растворяющее оболочку сперматофора; сперматозоиды оказываются на свободе и оплодотворяют яйца. В других случаях сперма вводится при помощи специальных копулятивных органов непосредственно в половые пути самки. Яйца представителей подкласса жаброногих ракообразных способны развиваться *партеногенетически*, т. е. без оплодотворения. Имеются виды, состоящие из одних самок, дающих начало новому поколению самок.

Сравнительно редко яйца откладываются прямо в воду. Обычно самка носит их на себе в специальной *выводковой камере* или прикрепляет их к поверхности тела или к конечностям.

Из яйца развивается характерная для всех ракообразных личинка *науплиус*. Тело науплиуса внешне не сегментировано. Он имеет три пары конечностей — передние и задние антенны и мандибулы. У некоторых ракообразных науплиус выходит из яйца и приступает к самостоятельному существованию, у других эта стадия формируется внутри яйцевой оболочки и личинка покидает яйцо, достигнув более поздней стадии развития. Наконец, есть ракообразные с прямым развитием, у которых все личиночные стадии проходят в яйце, а из него рождается уже сформировавшийся маленький рачок.

Личинки ракообразных часто непохожи на взрослых и нередко ведут совсем иной образ жизни. Например, личинки многих донных ракообразных плавают в толще воды.

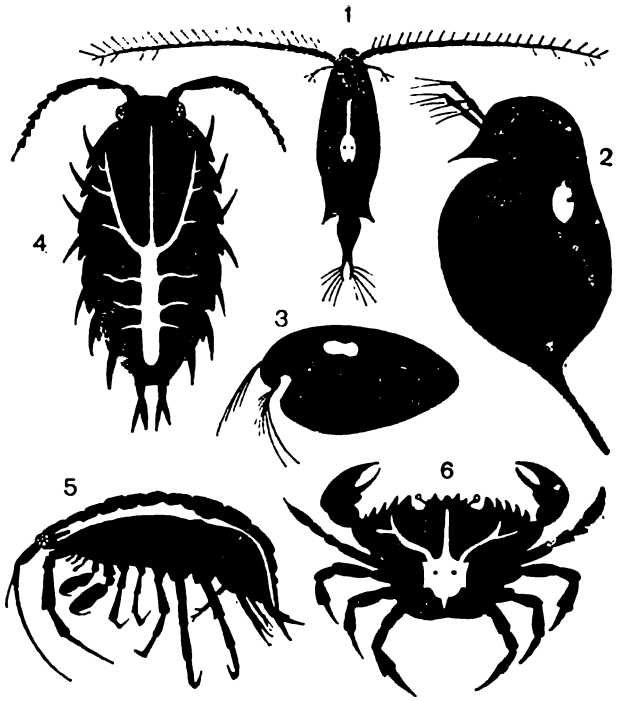


Рис. 188. Кровеносная система разных ракообразных: *1* — веслоногих, *2* — ветвистоусых, *3* — ракушковых, *4* — равноногих, *5* — бокоплавов, *6* — десятиногих.

Сравнение между собой по многим признакам различных ракообразных позволяет разделить этот огромный класс на 6 подклассов, к рассмотрению которых мы и переходим.

ПОДКЛАСС ЖАБРОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (BRANCHIOPODA)

Жаброногие ракообразные считаются самыми примитивными представителями всего класса ракообразных. Их голова не срастается с грудными сегментами. Грудные ножки листовидные, слабо хитинизированные и служат одновременно для передвижения, дыхания и направления пищи ко рту. При их взмахах создается только один ток воды, который используется и для движения, и для питания, и для дыхания.

Число грудных сегментов непостоянно, строение половой, нервной и кровеносной систем примитивнее, чем у других ракообразных.

Жаброногие обитают преимущественно в пресных водах, морские виды немногочисленны и имеют пресноводное происхождение.

Все жаброногие ведут свободный образ жизни, среди них нет ни паразитов, ни сидяче-прикрепленных видов. Они не выработали приспособле-

ний к существованию в подземных водах и на больших океанических глубинах.

В этот подкласс объединяются два отряда ныне живущих ракообразных — *жаброноги* (Anostraca) и *листоногие ракообразные* (Phyllopoda).

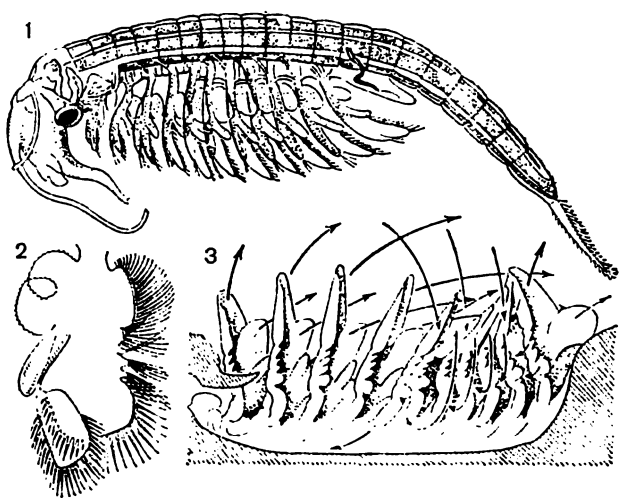
ОТРЯД ЖАБРОНОГИ (ANOSTRACA)

Бурное таяние снегов закончилось. На полях и в лесах еще остались лужи, заполненные талыми водами. Эти лужи недолговечны: через несколько дней они высохнут. Они существуют настолько непродолжительное время, что не успевают заселиться обычными пресноводными животными. Тем удивительнее наблюдать в некоторых из них сравнительно крупных (длиной около 1 см), изящных полупрозрачных рачков, плавно двигающихся в воде брюшной стороной вверх. Это — жаброноги, принадлежащие к одной из наиболее примитивных групп современных ракообразных.

Жаброноги обитают не только во временных весенних водоемах. Условия их существования весьма разнообразны. Среди них есть виды, живущие круглый год в мелких холодных озерах Арктики, виды, населяющие слабосолоноватые водоемы степей и полупустынь, есть виды, приуроченные только к высокогорным водоемам, и, наконец, один вид замечателен тем, что в огромном количестве развивается в пересоленных, даже в самосадочных озерах; он выдерживает более высокую концентрацию солей, чем все остальные многоклеточные животные. Всего известно около 180 видов жаброногов.

Казалось бы, что при такой способности приспосабливаться к самым различным условиям среды, жить при высокой и низкой температуре и солености, жаброноги должны быть очень обычными и широко распространенными животными. В действительности это далеко не так. Они встречаются сравнительно редко и в очень немногих водоемах.

Рис. 189. Жаброноги:
1 — общий вид Branchipus stagnalis сбоку; *2* — грудная ножка; *3* — движения грудных ножек (стрелками обозначены токи воды).



В чем же дело? По-видимому, основным условием возможности их существования надо считать отсутствие их врагов и конкурентов. Как правило, в водоемах, населенных жаброногами, не бывает ни рыб, ни других сильных хищников. В процессе эволюции жаброноги выработали тонкие приспособления к жизни в крайних, неблагоприятных для других животных условиях и только таким образом смогли выжить в жестокой борьбе за существование, избегая столкновений с более высокоорганизованными животными.

Тело жаброногов четко разделяется на голову, грудь и брюшной отдел. На голове можно заметить шов, отделяющий переднюю ее часть с антеннулами, антеннами и глазами от задней, несущей жвалы и челюсти. Передние антенны, или антеннулы, обычно довольно длинные, но не разделены на членики, задние гораздо более мощные, особенно у самцов. Самцы удерживают ими самок во время спаривания. У самцов некоторых жаброногов антенны снабжены многочисленными выростами и имеют весьма причудливую форму. По бокам головы располагается пара сидящих на стебельках сложных фасеточных глаз, а на лбу находится один непарный, так называемый науплиальный глаз.

Жвалы мощные, но лишены щупиков, а челюсти развиты сравнительно слабо. Перед жвалами находится имеющая форму козырька складка кожи — верхняя губа, задерживающая направляемый вперед грудными конечностями ток воды.

У большинства жаброногов грудь состоит из 11 и только у немногих из 17—19 сегментов. Каждый сегмент несет пару листовидных ножек. Все они устроены одинаково, и каждая имеет с наружной стороны 2—3 лопасти, служащие для дыхания, и одну лопасть, играющую роль весла, а с внутренней стороны 6 лопастей, служащих для направления тока воды вперед к ротовому отверстию (рис. 189, *2*). Между левыми и правыми ногами вдоль брюшной стороны тела проходит глубокая бороздка, по которой ток воды и устремляется ко рту.

Грудные ножки действуют последовательно. Каждая из них начинает изгибаться назад только после того, как это проделала предыдущая. Двигаясь назад, ножки отталкивают тело рачка от воды, а загибаясь вниз, они возбуждают ток воды, направляющийся между ногами к голове (рис. 189, *3*). Таким образом, каждая ножка выполняет одновременно три функции: служит для передвижения рачка, направляет своими внутренними лопастями ток воды с пищевыми частицами ко рту и своими жаберными лопастями усваивает растворенный в воде кислород.

За грудью следует длинное цилиндрическое брюшко, в состав которого входят обычно 8 сегментов и анальная лопасть — тельсон. Первые два брюшных сегмента частично сливаются между собой. Здесь у самцов находятся два направленных вперед трубковидных выроста, играющих роль мужского копулятивного аппарата, а у самок к передним брюшным сегментам прикрепляется яйцевой мешок. С тельсоном сочленены ветви фурки, или вилочки, снабженные многочисленными щетинками.

Пищей жаброногам служат микроскопические водоросли, мелкие частицы разлагающейся растительности и другие органические частицы. Обитая всегда только в стоячих водоемах, жаброноги вынуждены весьма интенсивно фильтровать воду, пропуская ее через щетинки внутренних лопастей грудных ног и челюстей, с тем чтобы добыть себе достаточное количество пищи. Поэтому каждая грудная ножка совершает от 140 до 400 взмахов в 1 мин в зависимости от температуры. Собирающаяся перед верхней губой пища перетирается жвалами и только после этого поступает в рот. Железы верхней губы выделяют вещество, слепляющее мелкие пищевые частицы в пищевой комок.

Когда наступает время спаривания, самец подплывает под самку и хватает ее задними антеннами. Удерживая ее этими придатками, он изгибает свое тело так, чтобы его трубковидные отростки соприкасались с половым отверстием самки (рис. 190, *1*). Сперма попадает в половые пути самки, где происходит оплодотворение яиц. Весь этот процесс продолжается несколько минут, после чего рачки расходятся. Яйца еще в половых путях самки окружаются желтком и покрываются очень плотной оболочкой, снабженной у некоторых видов шипами или бугорками (рис. 190, *2*). Яйца выметываются самкой через 2—3 суток после спаривания и попадают в яйцевой мешок, но затем выбрасываются в воду, опускаются на дно и там развиваются.

Эти яйца отличаются необыкновенной стойкостью. Они переносят полное высыхание, резкие колебания температуры (в условиях опыта нагревание до 80 °С). Они сохраняют жизнеспособность в течение 3—4 лет. Если водоем, в котором жили жаброноги, высох, яйца рачков могут остаться на месте в высохшем иле до следующей весны, а когда это место снова заполнится водой, начнется выклев.

Вместе с пылью яйца могут переноситься ветром из водоема в водоем, что служит основным способом распространения жаброногов. Некоторые исследователи считали, что высыхание и промерзание необходимы для нормального развития жаброногов. Однако специально поставленные опыты не подтвердили этого предположения. В аквариумах, постоянно содержащих воду, отложенные

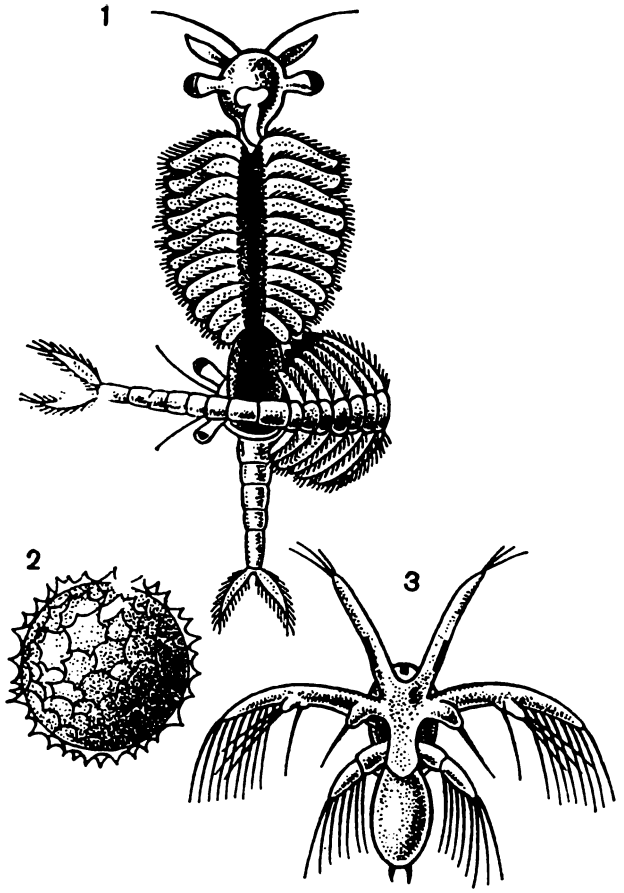


Рис. 190. Размножение жаброногов:
1 — спаривание Branchipus; *2* — яйцо Chirocephalus; *3* — науплиус Branchinecta.

жаброногами яйца развивались на следующий год после откладки вполне нормально.

Яйца испытывают полное дробление, и из них выходит первая личинка — науплиус (рис. 190, *3*). В течение 2—3 недель происходит 7—8 линек личинки. С каждой линькой увеличивается количество сегментов тела рачка и относящихся к ним конечностей. Продолжительность жизни взрослых рачков зависит от температуры. Например, Chirocephalus grubei при 5,2 °С живет 90 суток, при 7,9 °С — 78 суток, а при 13,5 °С — всего 5 суток.

По характеру размножения резко отличается от остальных жаброногов обитатель соленых озер *артемия* (Artemia salina). Во-первых, нередко мы находим в водоемах только самок артемий, которые откладывают яйца, способные развиваться без оплодотворения, т. е. партеногенетически. Наряду с этим столь же обычно присутствие самцов, спаривание их с самками и развитие оплодотворенных яиц, так же как у других видов. Во-вторых, в одних случаях самки артемий откладывают яйца подобно прочим жаброногам, а в других — рождают вышедших из яиц в яйцевых мешках науплиусов. Способность выносить очень высо-

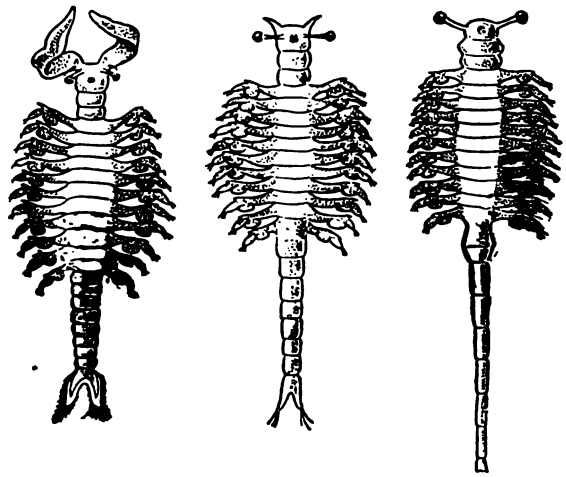


Рис. 191. Строение Artemia salina, живущей при разной солености воды.

кую концентрацию солей, изменчивость, связанная с жизнью в различных по солености водоемах, полиплоидность и важное практическое значение заставляют несколько подробнее остановиться на биологии этого рачка.

Артемия распространена очень широко, но приурочена к водоемам определенного типа и к определенным климатическим условиям. Она обитает в пределах степей и полупустынь Европы, Азии и Америки, в морских осолоненных лиманах и в соленых материковых озерах. Обычно она живет при солености от 40 до 230‰, но может встречаться и при более низкой (вплоть до полного опреснения), и при более высокой солености. Наиболее благоприятно для артемии преобладание в растворе ионов натрия, но необходимо присутствие и других солей.

Проф. Н. С. Гаевская содержала артемий в растворах химически чистых хлорида натрия, хлорида магния, сульфата магния и некоторых других солей, причем оказалось, что в таких условиях рачки погибают через 16—44 ч, а в смеси этих солей живут гораздо дольше. В данном случае ядовитое действие какого-нибудь одного иона нейтрализуется действием его иона-антагониста.

В пресной воде большинство особей артемии погибает через 2—3 суток. Перед этим они прекращают размножаться.

Артемии, живущие при разной солености, заметно отличаются друг от друга по строению заднего конца тела. У рачков, существующих при очень высокой солености, ветви фурки совсем не выражены или если они есть, то очень маленькие, не отчлененные от тельсона и вооруженные всего 1—3 щетинками. Рачки из водоемов несколько меньшей солености имеют более сильно развитую и богатую щетинками фурку, и только у рачков из сравнительно слабо осолоненных водоемов фурка отчленена от тельсона и вооружена многочисленными щетинками (рис. 191). Кроме того, параллельно уменьшению солености изменяется соотношение длины грудного и брюшного отделов тела и степень развития задних антенн.

Раньше все эти формы считались особыми видами. Однако еще в 1875 и 1877 гг. одесский биолог В. Шманкевич, воспитывая артемий при различной солености, показал, что именно соленость определяет эти морфологические особенности рачков. Он считал, что при уменьшении солености артемия приближается по строению к пресноводному роду Branchipus и даже переходит в него. В действительности такого перехода, конечно, не происходит. Просто артемии при различной солевой концентрации достигают половозрелости на разных стадиях развития — при более высокой солености на более ранних стадиях, чем при пониженной. Формы артемии, развивающиеся при пониженной солености, приобретают лишь поверхностное сходство с Branchipus.

Существуют ли в природе водоемы настолько высокой солености, что артемии не могут в них жить?

Некоторые наблюдения показывают, что, возможно, верхний солевой предел жизни артемии лежит около 300‰. Прежние исследователи Каспия, посещавшие огромный осолоненный залив этого моря Кара-Богаз-Гол, где в результате очень высокой концентрации солей идет выпадение мирабилита, были поражены обилием здесь артемий. Из-за массы рачков, кишевших в воде, она была красноватого цвета. После падения уровня Каспия обмелел пролив, соединяющий море с Кара-Богаз-Голом, и соленость залива еще повысилась. Живые рачки исчезли.

Для выяснения особенностей физиологии артемии, позволяющих рачку переносить изменения солености от очень низких ее показателей до величины около 300‰, была изучена соленость крови артемии при помещении рачков в воду различной солевой концентрации. Обнаружилась удивительная картина: оказалось, что артемия сохраняет постоянную соленость крови независимо от колебаний солености во внешней среде. Эта неизменная концентрация солей в крови артемии такая же, как у других жаброногов, живущих в обычной пресной воде. Такое совпадение не случайно. Оно свидетельствует о пресноводном происхождении артемии и о вторичном характере ее приспособления к существованию в осолоненных водоемах.

Независимость солености крови артемии от солености внешней среды связана со способностью рачка выводить из организма поступающие в него соли, причем в разном количестве при жизни в разных концентрациях солей. Благодаря этому концентрация солей в крови артемии почти во всех населенных ею водоемах оказывается ниже, чем в окружающей среде. Таких совершенных способ-

ностей к регуляции солености крови мы не знаем у других беспозвоночных.

Основной пищей артемии служит несколько видов микроскопических водорослей, так же, как она, приспособленных к жизни в соленых водоемах, и, кроме того, бактерии грунта. В Сиваше, где артемий очень много, они поедают диатомовые (Amphora, Navicula) и зеленые (Dunaliella) водоросли. Если водорослей в воде недостаточно, рачки опускаются на дно, взмучивают придонную воду и отфильтровывают бактерий.

Есть указания на существование в некоторых соленых озерах в большом количестве только артемии и зеленой водоросли дуналиеллы. Рачки питаются дуналиеллой, а она, в свою очередь, усваивает некоторые продукты жизнедеятельности рачка, в частности соединения азота. Таким образом, в водоеме устанавливаются необыкновенно простые взаимоотношения между двумя организмами, составляющими единую пищевую цепь.

Дыхание артемий нередко бывает затруднено тем, что при высокой концентрации солей и малочисленности зеленых водорослей содержание кислорода в воде падает. Но в таких случаях артемия вырабатывает гемоглобин, растворенный в ее крови и связывающий значительное количество кислорода.

Период размножения артемий весьма продолжителен и определяется подходящей для этого температурой. Например, в Сиваше артемия размножается с мая до сентября — октября. При этом иногда она откладывает «зимние яйца», способные к развитию только на следующий год, а иногда рождает живых науплиусов, развивающихся без перерыва во взрослого рачка. Обычно рождение науплиусов происходит весной и летом, а откладка яиц осенью, поскольку такие яйца хорошо переносят неблагоприятные зимние условия, однако оба процесса могут происходить и одновременно. По наблюдениям А. Ф. Г у н ь к о, при резких изменениях температуры, солености и питания у артемии преобладает живорождение, а при постоянстве этих условий — откладка яиц. Замечательно, что оплодотворение не влияет на судьбу яйца: как оплодотворенные, так и неоплодотворенные, развивающиеся партеногенетически, яйца могут либо превращаться в зимние, либо сразу давать науплиусов. За один вымет самка производит до 70 яиц или науплиусов, а размножаться она может три раза в сезон, с промежутками от 6 до 28 суток. Через 10—16 суток, перелиняв за это время 7 раз, личинка превращается в молодого рачка, а через 20—29 суток после рождения, перелиняв еще 4—5 раз, рачок достигает половозрелости.

Замечательной особенностью артемии следует считать существование у нее п о л и п л о и д н ы х р а с. Полиплоидия, довольно обычное явление среди растений, в мире животных встречается очень редко. В Италии обнаружены ди-, три-, тетра-, пента- и октоплоидные расы артемии, т. е. расы, состоящие из рачков с двойным, тройным, четверным, пятерным и восьмерным набором хромосом. Среди диплоидных и тетраплоидных рас есть как способные к обоеполому размножению, так и состоящие только из размножающихся партеногенетически самок. Остальные расы включают исключительно партеногенетически размножающихся самок. В отличие от того что наблюдается у растений, расы артемии не различаются ни по размерам, ни по внешнему виду.

Как уже указывалось, при благоприятных условиях артемия развивается в водоемах в массовом количестве. По подсчетам В. П. В о р о б ь е в а, в Сиваше насчитывается в среднем 13,6 г артемии на 1 м^3, что для всего залива составляет огромную величину — 14,8 тыс. т. Известно, что в отдельных случаях эти рачки служили пищей человеку. Так, американские индейцы, жившие на берегах Соленого озера в штате Юта (США), охотно ели артемию. Арабы, кочевавшие к западу от дельты Нила, вылавливали в соленых озерах артемий, приготавливали из них пасту, напоминавшую, по словам известного географа П е т е р м а н а, соленую селедку, и охотно использовали эту пасту вместо мяса.

Широкое распространение получила артемия среди аквариумистов, которые выводят из яиц рачков, а затем скармливают их аквариумным рыбкам. Высушенные яйца артемий пересылаются по почте из страны в страну и служат предметом торговли. И у нас их заготовляют для экспорта. Эти яйца массами выбрасываются волнами на берега Сиваша и других богатых артемией водоемов, и их сбор не представляет особых трудностей. Однако наиболее существенно значение артемии в рыбоводстве. Она представляет собой первоклассный, высокопитательный корм для молоди очень ценных промысловых рыб, разводимых на рыбоводных заводах, в первую очередь для осетровых.

Строительство электростанций на наших реках отрицательно влияет на запасы проходных рыб, т. е. таких, которые для нереста мигрируют в реки. Плотины преграждают рыбам путь на нерестилища. Для того чтобы сохранить запасы ценных промысловых проходных рыб, и прежде всего осетровых, необходимо в широких масштабах проводить их искусственное разведение на рыбоводных заводах. Самым трудным делом при этом оказалось снабжение вышедших из икры мальков живым кормом. Молодые рыбки должны некоторое время выкармливаться в специальных бассейнах, прежде чем они достаточно окрепнут, чтобы их можно было выпустить на волю. Они едят только живых животных, и артемия по своей калорийности и химическому составу оказалась одним из лучших видов корма для молоди осетровых.

В настоящее время разработаны и внедрены в производство методы разведения артемии в заводских масштабах. Например, на Рогожкинском и Ачуевском рыбоводных заводах, в низовьях Дона, сооружены прямоугольные цементные бассейны размером $11{,}5 \times 20 \times 1$ м³ каждый. В них налит рассол соленостью около 40—60‰, изготовленный из добытой на Сиваше соли. По мере испарения воды в бассейны подливают пресную воду. В качестве корма для рачков в бассейны периодически вносят гидролизные дрожжи. В таких условиях артемии все летнее время производят живых науплиусов и развиваются в таком количестве, что их бывает достаточно для откорма молоди разводимых на этих заводах осетровых рыб. Осенью рачки дают покоящиеся яйца, а весной из них выходит новое поколение.

По мере необходимости артемий вылавливают из бассейнов с соленой водой и переносят в бассейны с пресной водой, в которых содержится молодь осетровых. В пресной воде рачки остаются живыми в течение нескольких часов и за это время усиленно поедаются осетрятами. Выкормленная на артемии молодь осетровых отличается быстрым темпом роста и высокими биохимическими показателями. Нет никакого сомнения в том, что разведение артемий будет организовано и на других многочисленных рыбоводных заводах нашей страны и что эти замечательные рачки сыграют важную роль в трудном деле сохранения запасов ценнейших промысловых рыб.

ОТРЯД ЛИСТОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (PHYLLOPODA)

Этот отряд отличается от отряда жаброногов присутствием головогрудного щита, или карапакса, который представляет собой разросшуюся назад двойную складку покровов заднего сегмента головы, покрытую кутикулой. У части листоногих карапакс имеет вид настоящего щита, прикрывающего тело сверху, у других этот щит как бы перегнулся так, что обе половины его превратились в створки двустворчатой раковины. Сложные глаза лишены стебельков и расположены непосредственно на поверхности головы. Грудные ножки листовидные и похожи на ножки жаброногов.

Листоногие обитают главным образом в пресных водах, морских видов очень мало. Отряд включает три подотряда, различающихся строением, образом жизни и характером местообитания.

ПОДОТРЯД ЩИТНИ (NOTOSTRACA)

Вернемся к весенним лужам, в которых мы находили изящных полупрозрачных жаброногов. Если нам повезет, то в некоторых лужах мы обнаружим гораздо более крупных (длиной до 5 см) темно-коричневых рачков, то плавающих в воде, повернувшись брюшной стороной вверх, то опускающихся на дно и энергично взмучивающих поверхностный слой грунта. Нередко *щитни* попадаются в водоемах, казалось бы совсем не подходящих для жизни водных животных, например в заполненных грязной водой колеях проселочных дорог. Местные жители иногда наивно объясняют внезапное появление этих крупных рачков тем, что они падают из туч вместе с дождем.

По строению щитни резко отличаются от жаброногов. Их плоский овальный щит покрывает голову, грудь и переднюю часть брюшка рачка. Близ переднего края щита на его поверхности находится глазной бугорок, на котором слева и справа расположено по темному, состоящему из многих фасеток сидячему (т. е. лишенному стебелька) глазу. Непосредственно перед сложными глазами между ними виден непарный науплиальный глаз, а за ними так называемый четырехклеточный орган. Предполагается, что он служит органом внутренней секреции. По бокам головогрудного щита просвечивают крупные каналы выделительных желез, открывающихся при основании второй пары челюстей. Задний край щита имеет вид полукруглой выемки, оставляющей непокрытой заднюю часть брюшка. Оно заканчивается тельсоном, снабженным парой длинных членистых нитей — фуркой.

Рассматривая щитня с брюшной стороны, можно разобраться в строении его сегментов и конечностей. Головогрудной щит спереди загибается на брюшную сторону, и здесь с ним сочленяется большая, почти квадратная верхняя губа. Передние и задние антенны очень маленькие, зато жвалы крупные, с многочисленными зубцами. Позади верхней губы, между жвалами помещается рот, а позади жвал две пары маленьких пластинчатых челюстей (максилл). Далее следуют 10 грудных сегментов, каждый из которых несет по паре ножек. Эти ножки устроены приблизительно одинаково и во многом похожи на рассмотренные ранее ножки жаброногов. Они, так же как у жаброногов, имеют с внутренней стороны 6 лопастей, служащих для подачи пищи ко рту, а с наружной стороны — одну большую плавательную лопасть и одну (а не две, как у жаброногов) дыхательную лопасть, превращенную в жабру. Детальные исследования мускулатуры показали, что полного соответствия между листовидными ножками жаброногов и щитней нет, и возможно, что у тех и других листовидные ножки развились независимо, но функционируют они сходным образом, осуществляя одновременно дыхание, передвижение и подачу пищи ко рту.

Первая и в меньшей степени вторая пара грудных ножек щитня отличаются тем, что четыре внутренние их лопасти удлинены, расчленены и превращены в жгутики, выступающие наружу за

края головогрудного щита. Эти жгутики принимают на себя функцию чувствительных органов и даже внешне напоминают жгуты антенн других ракообразных. Такое видоизменение внутренних лопастей передних грудных ножек щитней, несомненно, связано с редукцией антенн.

На одиннадцатом сегменте туловища щитней открывается парное половое отверстие, и этот сегмент считается последним грудным. У самок его конечности имеют весьма своеобразное строение: большая наружная лопасть, служащая на других ножках для плавания, на одиннадцатой паре ног превращена в круглую яйцевую капсулу, в которой откладываются и вынашиваются яйца. У самцов ножки одиннадцатой пары не отличаются от остальных.

В строении щитня наблюдается еще одно удивительное явление. На каждом сегменте, начиная с тринадцатого, имеется не одна, а от 4 до 6 пар ног. Поэтому общее число пар ног рачка нередко достигает 70. Таким огромным числом ног не обладает ни одно другое ракообразное.

Размеры ножек постепенно уменьшаются по направлению спереди назад, а задние сегменты тела совсем лишены ножек.

Существенным отличием ножек щитней от ножек жаброногов следует считать присутствие у первых на основной части передних конечностей направленных внутрь шипов. Это связано со способностью щитней захватывать шипами сравнительно крупные пищевые частицы и затем передавать их от ноги к ноге вперед, ко рту. Фильтровать мелкие взвешенные в воде частицы, как это делают жаброноги, щитни, по-видимому, не могут. Их задние ножки совершают преимущественно дыхательные движения. Удается наблюдать, как во время недолгих остановок рачка его задние ножки продолжают действовать, а передние остаются неподвижными. При плавании щитня все его многочисленные ножки последовательно сгибаются и разгибаются так, как будто по ним пробегает волна. Шведский зоолог Лундблад пипеткой вносил около задних ног щитня немного воды, подкрашенной кармином. Эта вода медленно двигалась вперед по желобку между задними ножками рачка, но как только она достигала уровня десятой пары ног, она начинала струиться вперед, что говорит о важном значении передних ножек в процессе подачи пищи ко рту.

При плавании щитней важную роль играет зрение. Освещение дна аквариума в темной комнате заставляет рачков немедленно повертываться брюшной стороной вверх: при таком положении расположенные на спинной стороне тела глаза воспринимают свет. Тот же эффект получается даже после того, как сложные глаза покрывают непрозрачным лаком и рачок лежит брюшной стороной на дне аквариума. По-видимому, он реагирует на свет благодаря тому, что глазной бокал науплиального глаза обращен вниз и продолжается в прозрачный соединительнотканный канал, который заканчивается на брюшной стороне тела, перед верхней губой, лишенным пигмента «окошком». Благодаря этому щитень может одновременно воспринимать свет, направленный как сверху, так и снизу.

Поиски пищи осуществляются не с помощью зрения, а с помощью химического чувства, органами которого служат жгутовидные внутренние отростки первой пары грудных ног. Щитень легко находит в аквариуме и поедает куски тела земляного червя, но, если к такому куску добавлен хинин, рачок чувствует добавку жгутами и отказывается от невкусной пищи.

В естественных условиях щитни питаются частицами грунта, растениями и мелкими животными. Опускаясь на дно, они взмучивают грунт и при помощи внутренних лопастей передних ног гонят воду с частицами грунта по срединному желобку вперед ко рту. В пищу используются сравнительно крупные частицы, а мелкая взвесь обратным током воды направляется назад. Наряду с этим щитни нападают на жаброногов, которых истребляют беспощадно, на хирономид и других мелких насекомых, не имеющих твердых покровов, и даже на головастиков лягушек и на мальков рыб. Наконец, они могут обгрызать нежные части растений.

С этим связаны сравнительно немногочисленные случаи нанесения щитнями вреда хозяйству человека. На рыбоводных заводах на Дону после заливания предназначенных для выращивания мальков осетровых бассейнов в них появлялись массы щитней, которые набрасывались на рыбок и поедали их. Есть также указания на то, что щитни размножались на залитых водой рисовых полях и объедали побеги риса.

В наших широтах, а также на севере щитни размножаются преимущественно при помощи неоплодотворенных яиц. Население наших прудов и луж состоит почти исключительно из самок щитней. На 1000 самок приходится не более 10 самцов, а иногда их не бывает совсем. По направлению с севера на юг относительное количество самцов увеличивается, и в тропиках самцы по числу особей превосходят самок.

Спаривание щитней из-за редкости самцов удается наблюдать редко (рис. 192, *4*). Самец сверху прикрепляется к самке и резко сгибает свое тело так, что значительная его часть оказывается под телом самки. Своей одиннадцатой парой ног он удерживает одиннадцатую пару ног самки, и, вероятно, в этот момент его сперма попадает в половые пути самки.

Как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца самка откладывает в уже упоминавшуюся яйцевую камеру, образованную наружными лопастями одиннадцатой пары ног. Там яйца нахо-

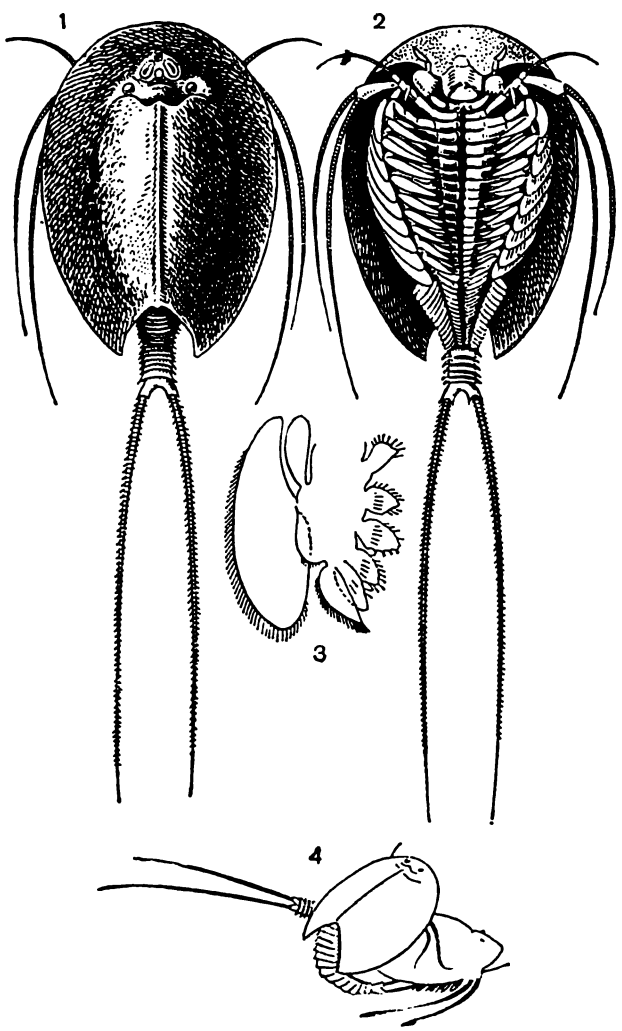
дятся короткий срок, а затем падают на дно водоема. Интересно, что никаких отличий в строении, жизнеспособности и развитии оплодотворенных и неоплодотворенных яиц заметить не удается.

Эти мелкие яйца снабжены очень прочной оболочкой. Они переносят высыхание, промерзание и сохраняют жизнеспособность в течение 7—9 лет, (описан случай, когда из яиц, пролежавших в засохшем иле, через 15 лет выклюнулись метанауплиусы), в сухом состоянии выдерживают повышение температуры до 80 °С. Без всякого вреда для себя они проходят через кишечник лягушки. Они легко переносятся ветром, причем, по-видимому, даже на очень далекие расстояния. Благодаря таким качествам яиц щитни широко распространены по всему свету.

В случае попадания яйца в подходящие условия на следующий год из него выходит личинка. У широко распространенного щитня Triops cancriformis эта личинка — типичный науплиус, с тремя парами конечностей и без всяких следов сегментации. У других видов щитней личинка выходит из яйца на более поздней стадии — метанауплиуса, характеризующегося сегментацией заднего конца тела. Для достижения половозрелости Triops cancriformis должен слинять около 40 раз, причем эти линьки быстро следуют одна за другой и при летней температуре все развитие от науплиуса до взрослого рачка заканчивается в течение двух недель. *Весенний щитень* (Lepidurus apus) после 17 линек достигает длины 12 мм, причем после 14-й линьки у него появляются половые различия.

Несмотря на очень широкое распространение в стоячих пресных водоемах всего земного шара от приполярных озер до жарких тропических луж, щитни представлены чрезвычайно малым числом видов. Современные зоологи, учитывая изменчивость этих ракообразных, различают всего 9 видов щитней — 4 вида рода Triops и 5 видов рода Lepidurus. Некоторые из них, например Triops cancriformis и Lepidurus apus, встречаются почти повсеместно, другие, например Lepidurus arcticus, приурочены только к водоемам Крайнего Севера. Есть виды, обитающие только в Африке, и виды, живущие только в Австралии.

Рис. 192. Щитень (Triops cancriformis):
1, 2 — вид со спинной и брюшной стороны; *3* — грудная ножка; *4* — спаривание щитней.



Чрезвычайно интересной особенностью щитней следует считать их необыкновенную геологическую долговечность. Современный вид Triops cancriformis был обнаружен в ископаемом состоянии в триасовых отложениях на территории современных ГДР и ФРГ. Детальный анализ хорошо сохранившихся многочисленных отпечатков рачков и их конечностей показал, что триасовый щитень вполне сходен с современными. При этом он жил в водоемах такого же типа, какие и сейчас населены щитнями. Современные африканские виды щитней также были найдены в ископаемом состоянии, но в юрских и в более молодых отложениях.

Мы не знаем других подобных случаев существования современных видов в столь отдаленные от нас геологические периоды. Щитней можно с полным правом называть «живыми ископаемыми».

Как можно представить себе неизменность вида на протяжении 200 млн. лет, отделяющих нас от триасового периода? Английский ученый Л о н г х е р с т предполагает, что это объясняется главным образом постоянным разносом покоящихся яиц щитней на огромные пространства, благодаря чему не создается изоляции отдельных поселений рачков. Однако следует учесть и другие не менее важные биологические особенности щитней, ставящие их в особое положение в борьбе за существование. В период их активной жизни в населяемых ими водоемах нет ни их врагов, ни их конкурентов. К тому же естественный отбор действует на активных рачков всего в течение каких-нибудь двух недель на протяжении целого года. Все остальное время рачки пребывают в стадии покоящихся яиц. Совершенно очевидно, что су-

ществование видов щитней зависит в первую очередь от стойкости таких яиц. Если допустить, что их яйца приобрели свои замечательные свойства еще за несколько миллионов лет до наших дней, а рачки в активном состоянии не подвергаются естественному отбору, то становится понятной поразительная консервативность видов этих удивительных ракообразных.

ПОДОТРЯД КОНХОСТРАКИ (CONCHOSTRACA)

В мелких, иногда пересыхающих водоемах как средней, так и северной части нашей страны, а нередко и высоко в горах обитают рачки, менее заметные и не достигающие столь крупных размеров, как щитни. Они обычно окрашены в буроватые, розоватые или зеленоватые тона. Все тело их покрыто двустворчатой хитиновой раковинкой, которая у большинства видов имеет концентрические полосы прироста, несколько напоминающие кольца на раковинах двустворчатых моллюсков, например беззубки и перловицы. Эти полосы у рачков возникают после каждой линьки, поскольку при линьке наружная часть старой раковины сохраняется, а затем раковина начинает расти по периферии. Число полос соответствует числу линек.

Обе створки скреплены одним поперечным сильным мускулом-замыкателем. Рачки реагируют на опасность, сокращая этот мускул, причем створки раковины плотно сжимаются и рачок, как мертвый, остается неподвижно лежать на дне.

Раскроем створки раковины, чтобы рассмотреть строение тела рачка. Голова многих видов уплощена сверху вниз. Сидячие фасеточные глаза сближены и расположены на лобной ее части, а у одного рода (Cyclestheria) даже соединяются между собой. Перед ними находится простой науплиальный глазок. Передние антенны развиты слабо и не расчленены. Зато задние антенны длинные, двуветвистые, причем обе ветви снабжены многочисленными щетинками. Рачки плавают преимущественно за счет взмахов задних антенн, действующих как весла. Лишь у очень обычного рода Lynceus, способного широко раскрывать створки своей шаровидной раковины, не только задние антенны, но и грудные ножки совершают веслообразные движения.

Число сегментов, составляющих грудной отдел, колеблется от 10 до 32, и соответственно этому изменяется число пар грудных ножек. Они имеют приблизительно такое же строение, как у щитней, и их размеры также постепенно уменьшаются по направлению спереди назад. У самцов часть внутренних лопастей первой, а иногда и второй пары грудных ног преобразована в крючковидные придатки, которыми самец удерживает самку при спаривании (рис. 193, *Б*). У самок наружные лопасти

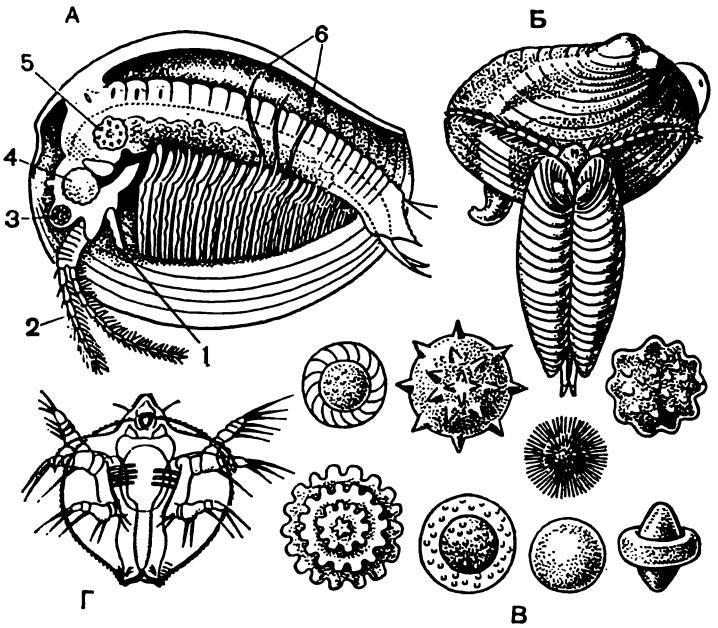


Рис. 193. Строение и биология Conchostraca:
А — строение самки Limnadia; *Б* — копуляция Cyzicus; *В* — яйца разных видов; *Г* — метанауплиус Lynceus; *1* — передняя антенна; *2* — задняя антенна; *3* — фасеточный глаз; *4* — мускул-замыкатель раковины; *5* — яичник; *6* — нитевидные отростки грудных ножек.

нескольких средних ног превращены в длинные, загнутые вверх нитевидные отростки, приспособленные для удерживания яиц на спинной стороне тела под раковиной. Однако основные функции грудных ног — это подача пищи вперед ко рту и дыхание. Жабрами служат ближайшие к основанию наружные лопасти всех грудных ног. Для обеспечения этих функций грудные ножки все время находятся в движении, благодаря чему вода между створками раковины беспрерывно обновляется. Тело заканчивается крупным твердым тельсоном, который либо сжат с боков и в таком случае снабжен парой крупных когтей, либо сплющен в спинно-брюшном направлении и несет короткие коготки.

Большинство Conchostraca — донные животные. Наиболее крупные из их — Limnadia, достигающие длины 17 мм, лежат боком на дне. Cyzicus роется в грунте, взмучивая ил движением брюшка и отчасти ножек. Представители этих и других родов плавают лишь в период спаривания. Только сравнительно мелкий (4—5 мм) Lynceus brachyurus, отличающийся шаровидной раковиной без полос прироста, обычно плавает спиной кверху, раскрыв створки раковины, и лишь изредка опускается на дно. Он питается главным образом планктонными организмами, в то время как Cyzicus ест грунт с находящимися в нем организмами, а Limnadia объедает микроскопические водоросли, находящиеся на дне и на поверхности водных растений. Крупные несъедобные частицы Limnadia склеивает специальным секретом, выделяемым же-

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 49—56

Таблица 49. Веслоногие ракообразные:

1 — сапфирина Sapphirina ovatolanceolata;
2 — оитона Oithona plumifera;
3 — калянус Calanus finmarchicus;
4 — онцея Oncaea mediterranea;
5 — фенна Phoenna spinifera;
6 — калокалянус Calocalanus pavo;
7 — калокалянус оперенный (C. plumulosus);
8 — корицеус Corycaeus obtusus;
9 — эухирелла Euchirella maxima;
10 — понтелла Pontella mediterranea;
11 — копилия Copilia vitrea;
12 — калянус Calanus plumchrus.

Таблица 50. Усоногие ракообразные:

1 — морская уточка лепас Lepas anatifera;
2 — морская уточка Dosima fascicularis;
3 — веррука Verruca stromia;
4 — Pollicipes mitella;
5 — конходерма Conchoderma auritum на коронуле Coronula diadema;
6 — Annandaleum japonicum;
7 — морской желудь балянус Balanus improvisus;
8 — хирона Chirona evermanni;
9 — балянус Balanus balanus;
10 — хтамалюс Chthamalus stellatus;
11 — ксенобалянус Xenobalanus globicipitis;
12 — криптолепас Cryptolepas rachianecti.

Таблица 51. Равноногие ракообразные:

1, 2 — гнатия зубчатая (Gnathia dentata), самец и самка;
3 — водяной ослик азелус (Asellus aquaticus);
4 — неофреатоикус несхожий (Neophreatoicus assimilis);
5 — морской таракан мезидотея Mesidotea entomon;
6 — эга Aega psora;
7 — цпатура килевидная (Cyathura carinata);
8 — гапломезус замечательный (Haplomesus insignis orientalis);
9 — серолис Serolis sp.;
10 — батиномус гигантский (Bathynomus giganteus);
11 — мунноисис типичный (Munnopsis typica);
12 — стортингура Storthyngura herculea;
13 — микрохарон Microcharon sp.;
14 — порцеллио Porcellio scaber;
15 — сферома зазубренная (Sphaeroma serratum);
16 — хемилепистус украшенный (Hemilepistus cristatus);
17 — антарктурус ультраабиссальный (Antarcturus ultraabyssalis).

Таблица 52. Разноногие ракообразные, или бокоплавы:

1 — брандтия Brandtia parasitica;
2 — нифаргоидес Niphargoides;
3 — аксельбекия Axelboeckia spinosa;
4 — эулимногаммарус пестрый (Eulimnogammarus virgatus);
5 — паллазея двурогая (Pallasea bicornis);
6 — паноплея двурогая (Panoploea bicornis);
7 — акантогаммарус Годлиевского (Acanthogammarus godliewskii);
8 — леукотоэ Рихарда (Leucothöe richiardii);
9 — грубия Grubia crassicornis;
10 — лизианасса Lysianassa punctata;
11 — бианколина Biancolina algicola;
12 — ампелиска Ampelisca diadema;
13 — цифокарис Рихарда (Cyphocaris richardi);
14 — мегалуропус Megaluropus agilis;
15 — декзамине колючая (Dexamine spinosa).

Таблица 53. Представители разных отрядов ракообразных:

1 — ветвистоусые рачки дафнии (Daphnia);
2 — усоногие раки морские желуди (Balanus);
3 — бокоплав морская козочка капрелла (Caprella) с молодью.

Таблица 54. Креветки:

1 — чилим широконосый травяной (Pandalus latirostris);
2 — палемон изящный (Palaemon elegans);
3 — рак-щелкун альфеус Alpheus brevicristata;
4 — шримс-медвежонок Sclerocrangon salebrosa;
5 — леббеус Lebbeus sp.;
6 — леббеус гренландский (Lebbeus groenlandicus);
7 — пенеус японский (Penaeus japonicus);
8 — нотостомус Notostomus sp.;
9 — макробрахиум Macrobrachium sp.;
10, 11 — гипполите Hippolyte varians, различно окрашенные;
12 — троглокарис Troglocaris anophthalmus;
13 — стенопус Stenopus hispidus.

Таблица 55. Креветки:

1 — рак-щелкун альфеус Alpheus vladivostokiensis;
2 — креветка-чистильщик на мурене;
3 — рак-крот каллианасса (Callianassa sp.);
4 — ибакус ресничный (Ibacus ciliatus);
5 — глифокрангон Glyphocrangon gastacauda.

Таблица 56. Крабы:

1 — голубой краб-плавунец Callinectes sapidus;
2 — пахиграпсус мраморный (Pachygrapsus marmoratus);
3 — водорослевый краб пужетия Pugettia quadrifrons;
4 — травяной краб карцинус (Carcinus maenas);
5 — хиас Hyas coarctatus;
6 — краб-стригун Chionoecetes opilio;
7 — канцер Cancer pagurus;
8 — майя Maja squinado;
9 — калаппа Calappa sp.;
10 — рандаллия Randallia eburnea;
11 — лиреидус Lyreidus tridentatus;
12 — лямбрус Lambrus validus;
13 — дромия обыкновенная (Dromia vulgaris);
14 — краб-горошина пиннотерес Pinnotheres boninensis.

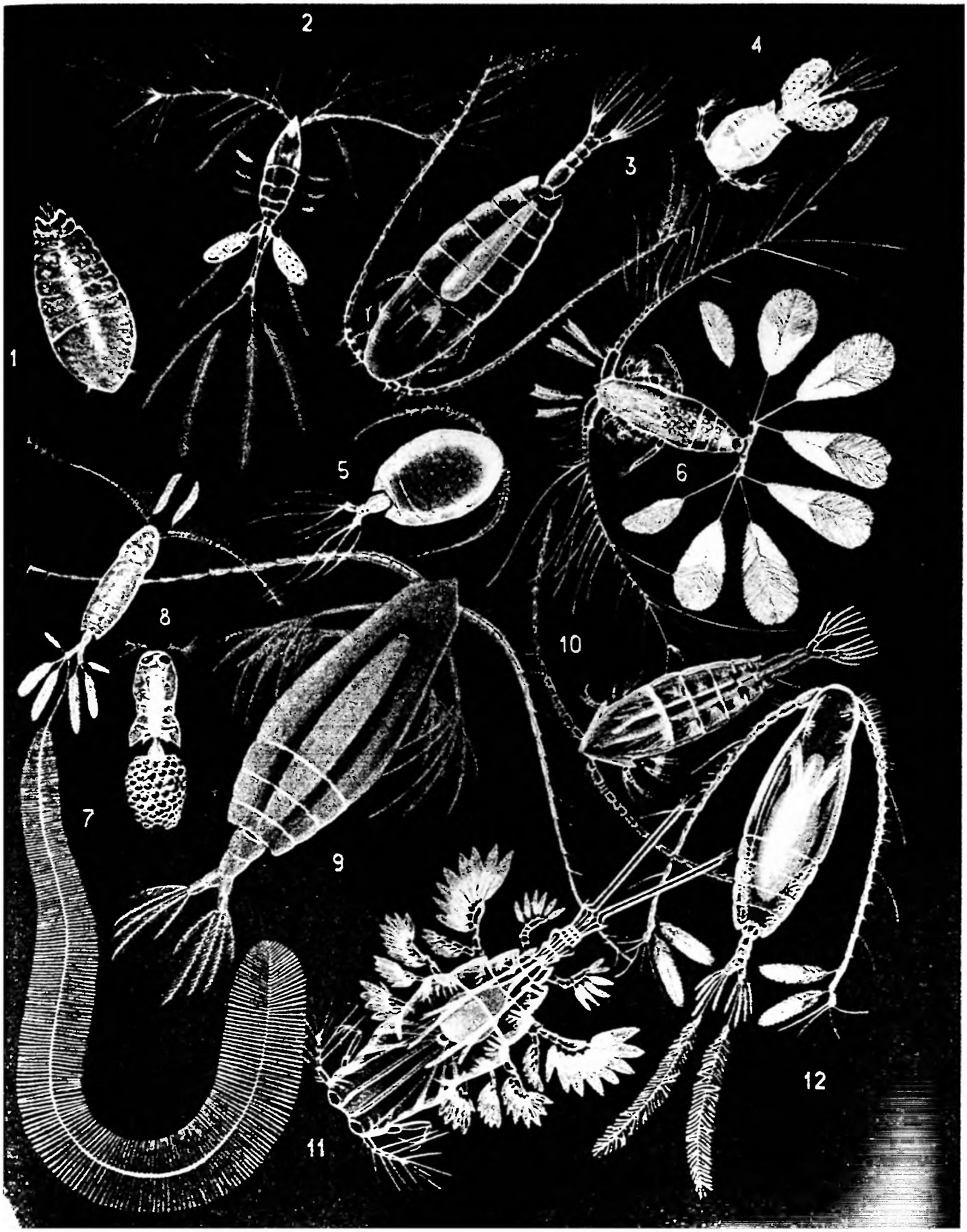
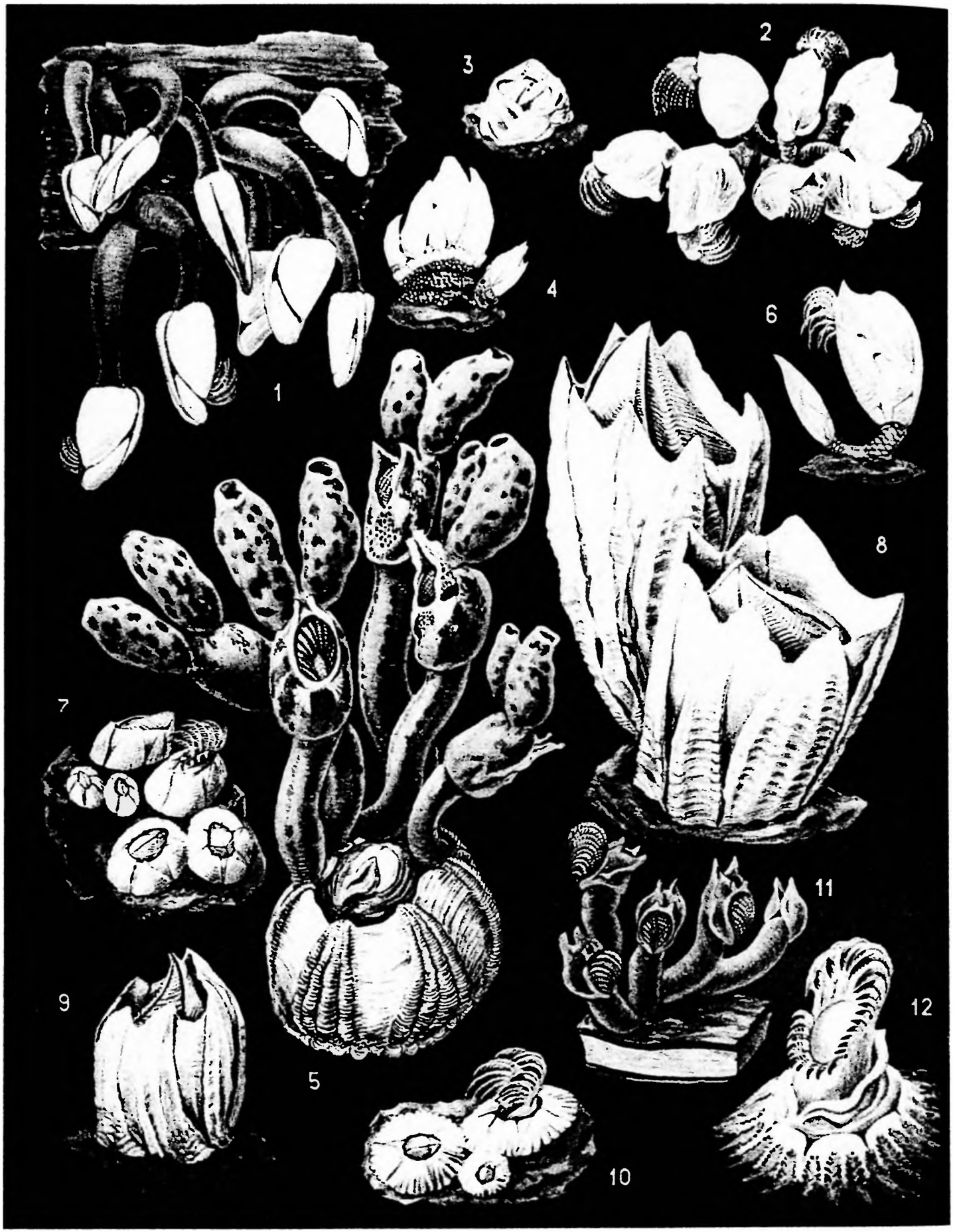

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Таблица 50. Усоногие ракообразные



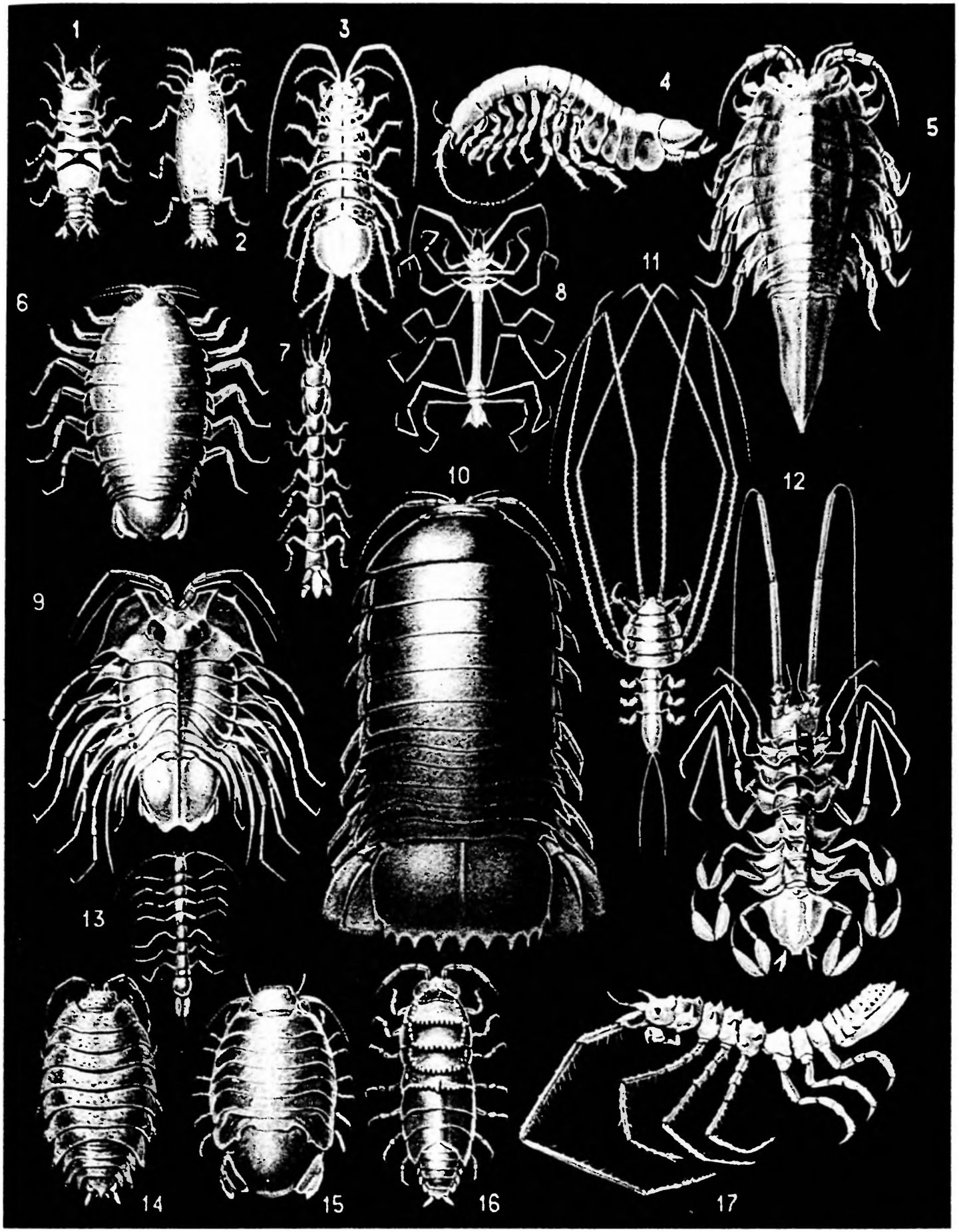

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17

Таблица 52. Разноногие ракообразные, или бокоплавы

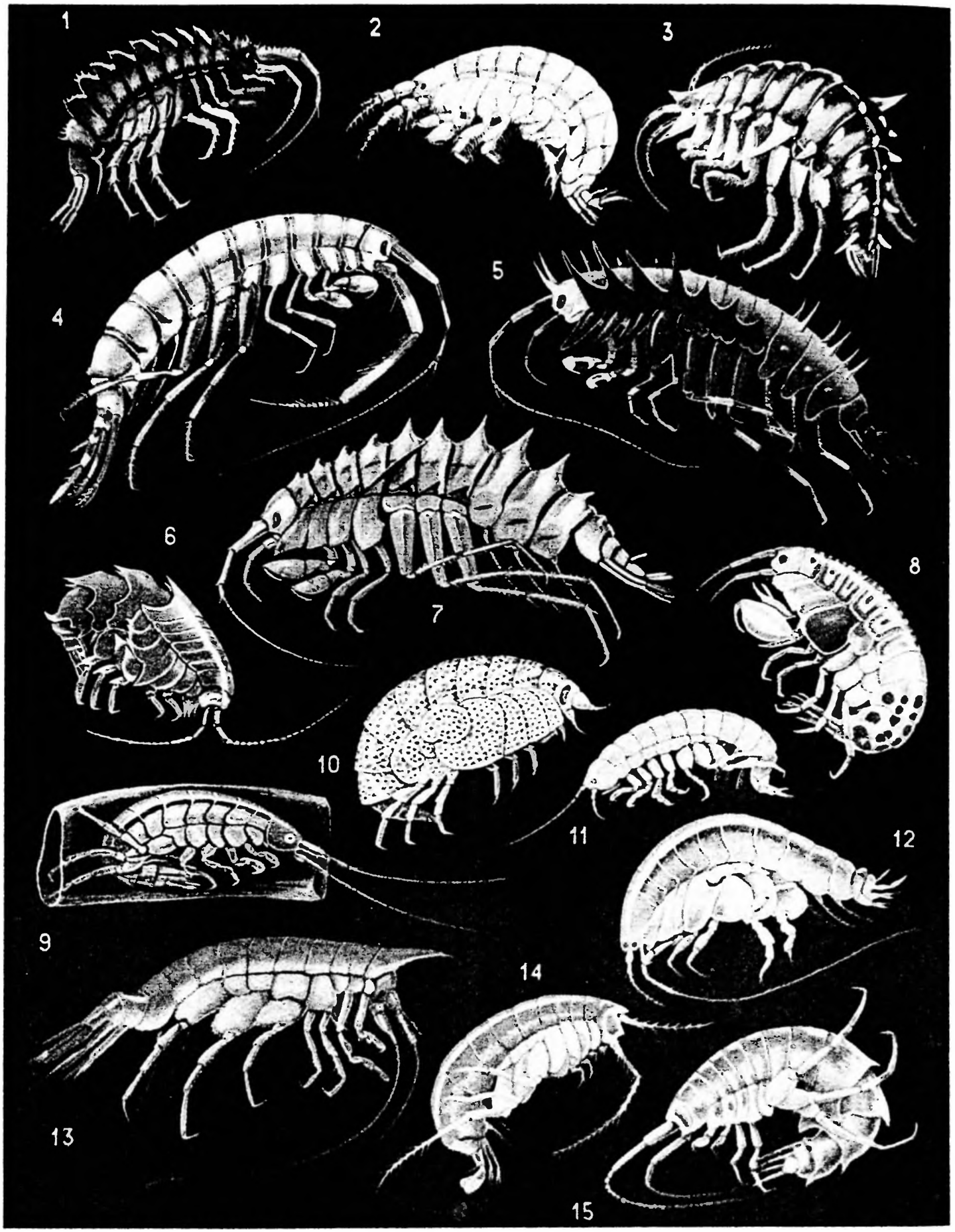
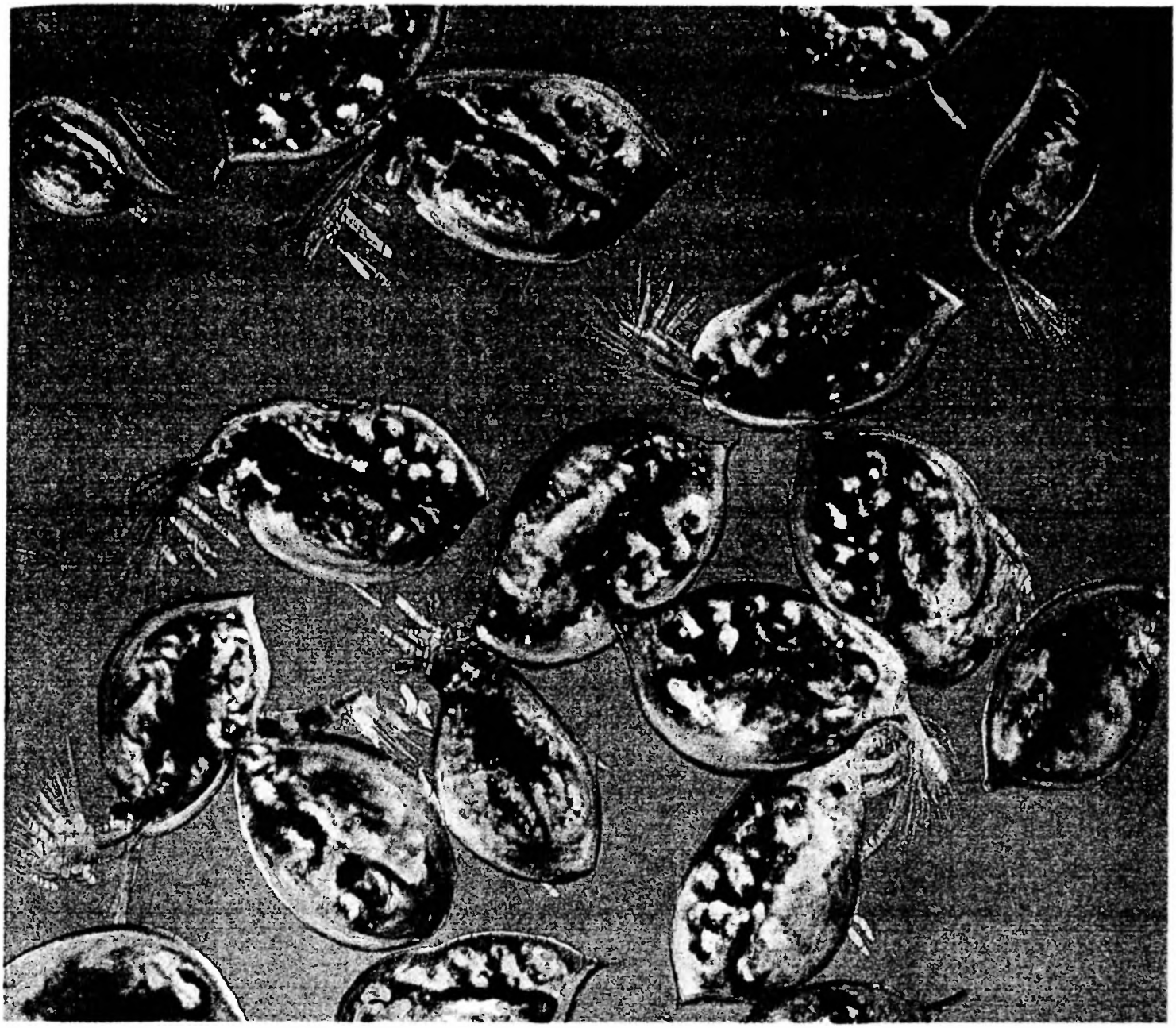
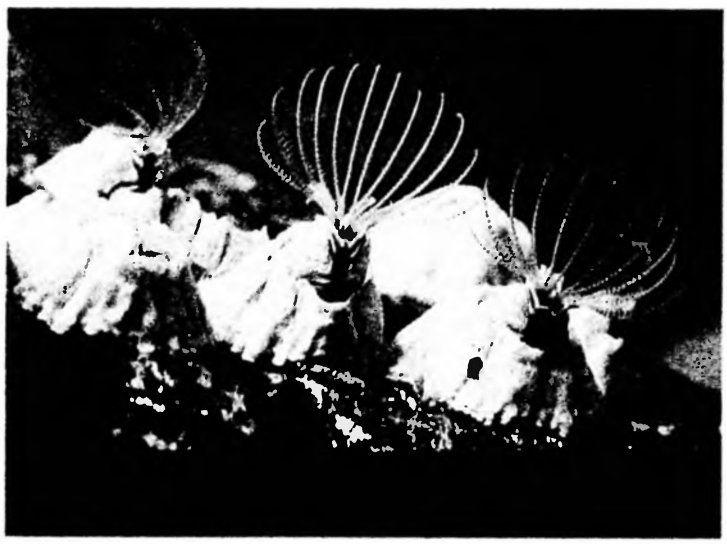


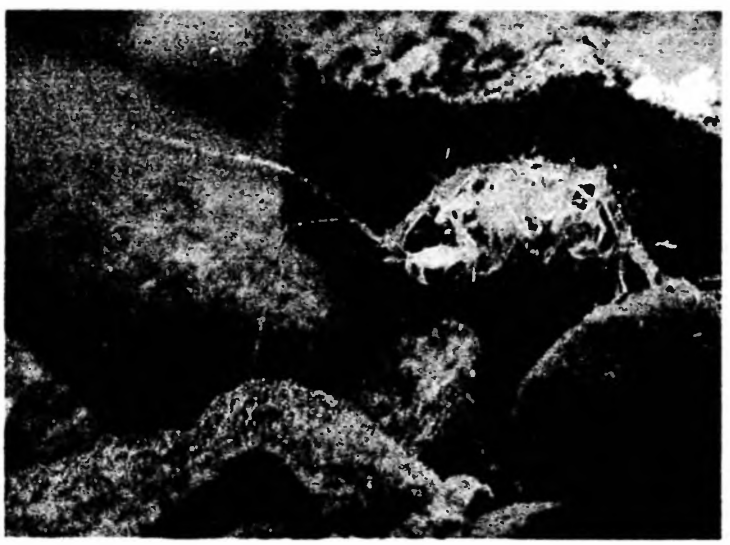
Таблица 53. Представители разных отрядов ракообразных



1

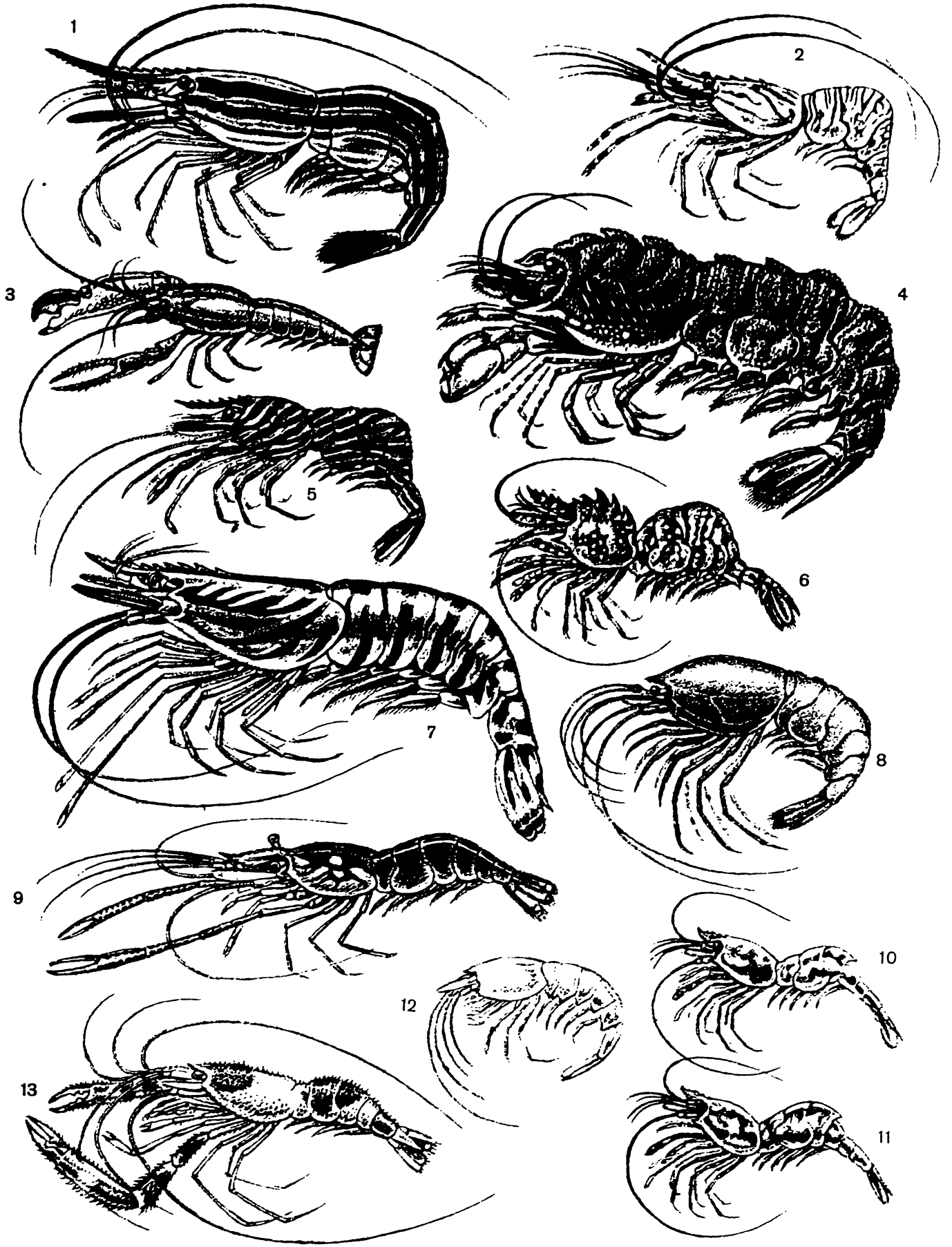
2



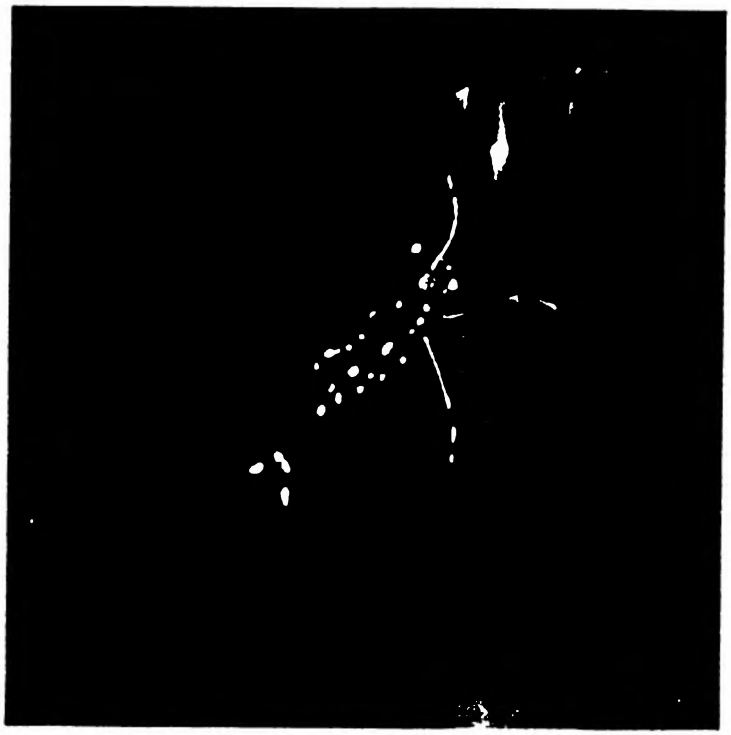


3

Таблица 54. Креветки

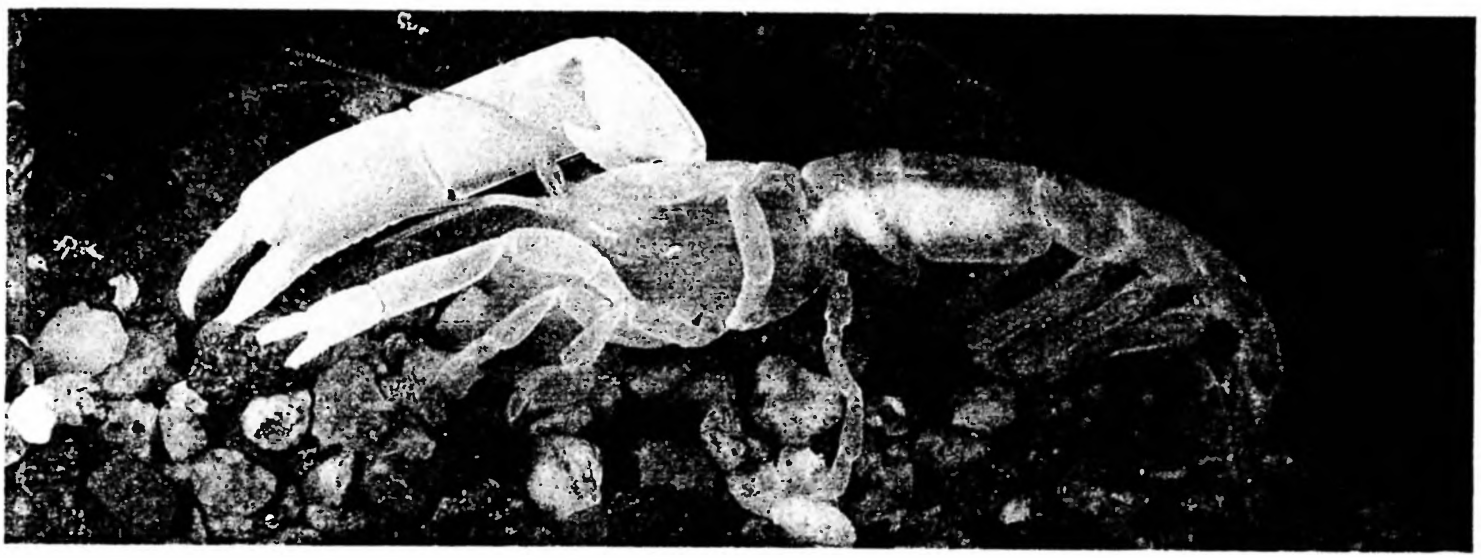


1

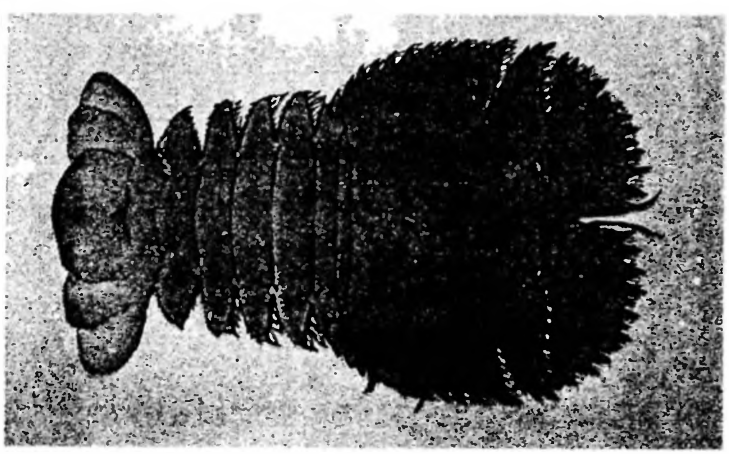


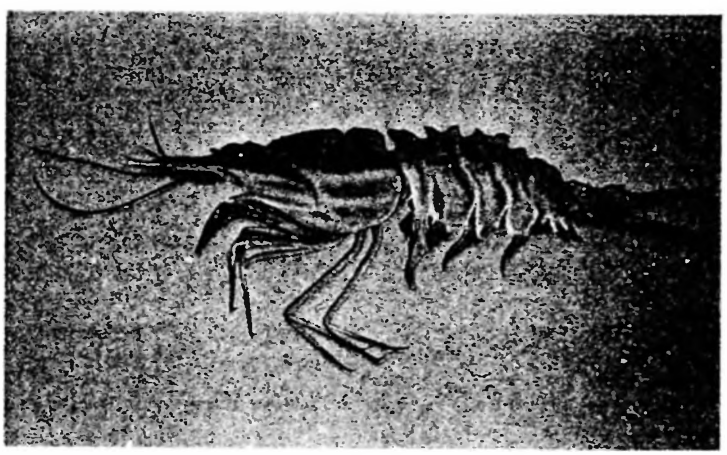
2

3



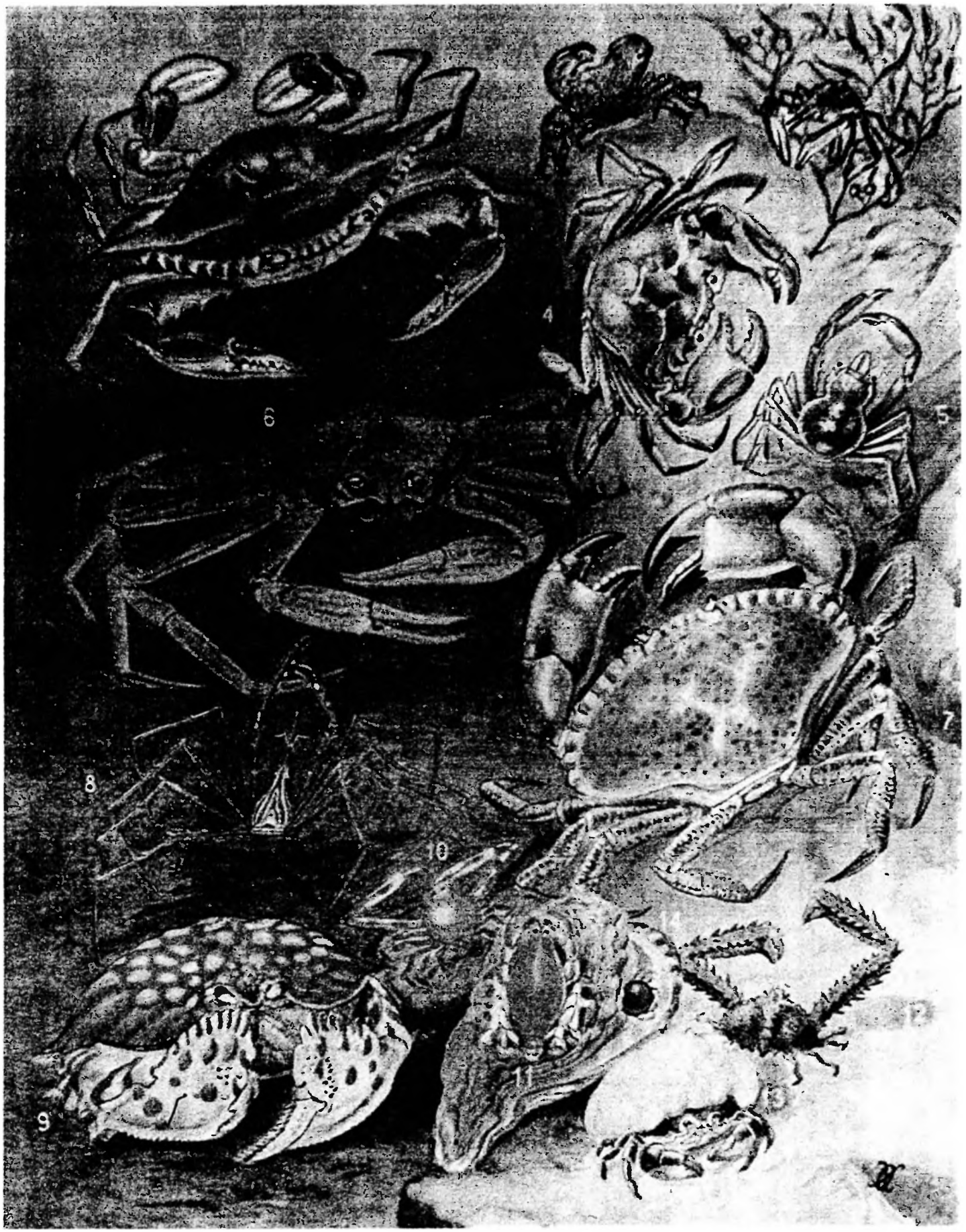
4





5

Таблица 56. Крабы



лезами ножек, и выбрасывает через заднюю щель раковины.

Размножение Conchostraca происходит по-разному. Все представители семейства Limnadiidae размножаются только партеногенетически, самцы среди них неизвестны. У других семейств самцы встречаются регулярно, причем, чем южнее обитают рачки, тем больше относительная численность самцов. При спаривании самец удерживает самку крючковидными отростками задних антенн и просовывает задний конец тела в заднюю щель между створками раковины самки. Яйца откладываются в пространство между спинной стороной тела самки и ее раковиной. У Cyclestheria часть задних грудных сегментов расширена таким образом, что перед ними образуется настоящая выводковая сумка. Проносив некоторое время яйца на спине под раковиной, самка линяет, и яйца падают на дно водоема.

Эти яйца окружены плотной и прочной оболочкой и способны переносить высыхание, замерзание и другие неблагоприятные условия. Нередко они имеют причудливую форму, у многих видов они снабжены выростами, способствующими их переносу ветром и различными животными (рис. 193, *В*). Яйца некоторых видов сохраняют жизнеспособность в течение 15 лет.

После того как яйцо попадет в благоприятные для его развития условия, из него выходит личинка, находящаяся на стадии науплиуса. Науплиус Conchostraca отличается очень маленькими передними антеннами. На следующей стадии — метанауплиуса — у личинки развивается зачаток раковины. У большинства Conchostraca эта зачаточная раковина уже двустворчатая и очень напоминает раковину ветвистоусых ракообразных (см. ниже). У Lynceus она имеет вид плоского щита, похожего на карапакс щитней (рис. 193, *Г*), и только на более поздних стадиях развития она перегибается пополам и становится двустворчатой. Все развитие происходит очень быстро. Например, Cyzicus достигает половозрелости через 19 суток после выхода личинки из яйца.

Современные Conchostraca не имеют никакого практического значения. Однако вымершие виды этих ракообразных привлекают к себе внимание геологов. В пресноводных отложениях, вообще очень бедных ископаемыми, хорошо сохраняющиеся раковинки Conchostraca встречаются довольно часто. По ним удается определять геологический возраст соответствующих слоев.

В предыдущие геологические периоды Conchostraca были, по-видимому, более многочисленны и шире распространены, чем ныне. Вымерших видов известно примерно 300, а современных почти вдвое меньше. Наиболее древние Conchostraca найдены в девонских отложениях. Среди древних вымерших видов, особенно триасовых, многие жили в море, где сейчас Conchostraca отсутствуют.

ПОДОТРЯД ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA)

Почти в каждом пресноводном водоеме, начиная с огромных глубоких озер и кончая очень мелкими водоемами, любой лов сачком или специальной сеткой из мельничного шелкового газа приносит десятки и сотни мелких рачков, часто называемых водяными блохами (табл. 48). Они оживленно снуют в толще воды, делая характерные взмахи задними антеннами, а некоторые из них передвигаются по дну или по подводным растениям. Их хорошо знают не только ученые-зоологи, но и все любители аквариумов, которые кормят ими, живыми или сушеными, своих рыбок. Ветвистоусых ракообразных знают и рыбоводы, занимающиеся их разведением для кормления молоди рыб, выращиваемой на рыбоводных заводах. Многие из этих рачков всю жизнь проводят в толще воды и составляют значительную часть пресноводного планктона. Иногда они развиваются в таком количестве, что вода приобретает буроватый оттенок. Наряду с планктонными есть и донные виды. Есть и такие, которые то прикрепляются к растениям или опускаются на дно, то всплывают в толщу воды. Подавляющее большинство видов ветвистоусых обитает в пресных водах, но есть и несколько морских видов. Размеры этих рачков незначительны, обычно меньше 1 мм, редко до 5 мм и в исключительных случаях до 18 мм. Поэтому для детального изучения их строения приходится пользоваться микроскопом.

Тело большинства ветвистоусых ракообразных, например *дафнии* (рис. 194), заключено в хитиновую полупрозрачную двустворчатую раковинку, а голова вытянута в направленный вниз клюв, или рострум. На лобной части головы расположен непарный фасеточный глаз, возникший в результате слияния двух боковых глаз, а перед ним — простой науплиальный глазок, отсутствующий у некоторых видов.

Число фасеток, образующих сложный глаз, различно у разных видов и зависит от способа их питания. В глазу отфильтровывающей мелкие частицы дафнии насчитывается всего 22 фасетки, а у хищных Evadne и Leptodora соответственно 80 и 300. При нападении на мелких животных глаза хищных ветвистоусых имеют важное значение. Под рострумом прикрепляются палочковидные, обыкновенно относительно очень маленькие передние антенны. Зато задние антенны не пропорционально велики по сравнению с телом. Они двуветвисты, причем каждая ветвь снабжена длинными перистыми щетинками. Задние антенны служат основным органом передвижения ветвистоусых. Одновременно взмахивая обеими задними антеннами, рачки отталкиваются ими от воды и таким образом плывут короткими скачками. На нижней поверхности головы находится

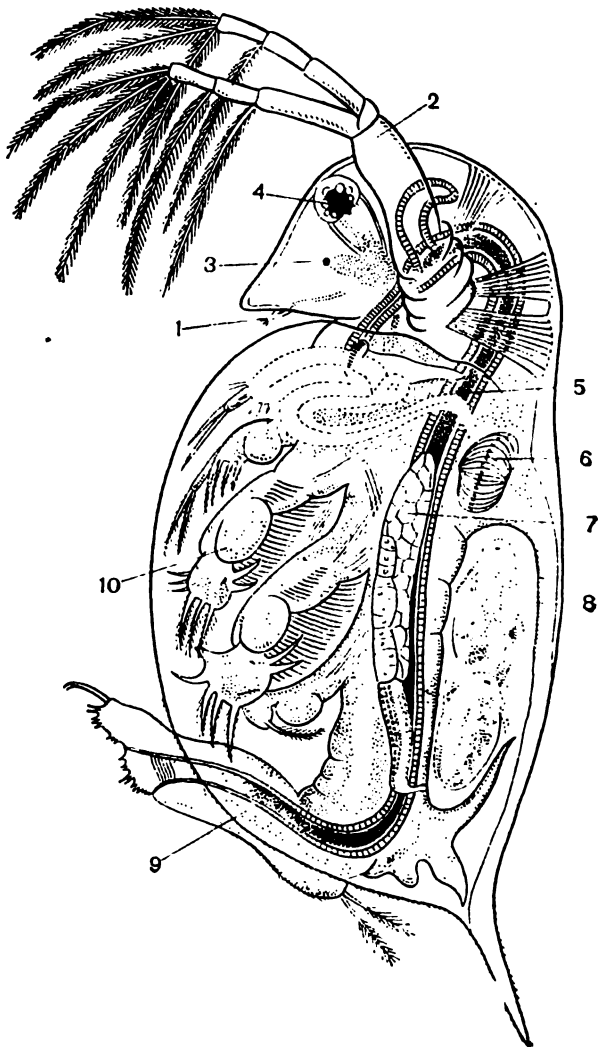


Рис. 194. Строение дафнии:

1 — передняя антенна; *2* — задняя антенна; *3* — науплиальный глазок; *4* — фасеточный глаз; *5* — кишечник; *6* — сердце; *7* — яичник; *8* — эмбрионы в выводковой сумке; *9* — брюшко; *10* — грудная ножка.

рот, окруженный спереди верхней губой, с боков жвалами и сзади челюстями.

Грудной отдел ветвистоусых укорочен и, судя по числу пар ножек, состоит из 4—6 сегментов. Он, как уже указывалось, помещается внутри двустворчатой раковины, но у самок между спинной поверхностью тела и спинным краем раковины имеется обширная полость, выполняющая роль выводковой сумки. В эту сумку откладываются яйца, и при благоприятных условиях там же они развиваются. У хищных ветвистоусых раковина уменьшена в размерах, оставляет непокрытым почти все туловище и прикрепляется к его спинной стороне (табл. 48, *2*, *5*, *6*, *8*, *14*, *18*); в таких случаях она служит только для вынашивания яиц.

Строение грудных ножек различно у разных видов и зависит от характера их питания. Эти ножки в общем напоминают листовидные ножки жаброногов, щитней и Conchostraca. У большинства ветвистоусых ракообразных грудные ножки служат для отфильтровывания мелких взвешенных в воде частиц, которыми рачки питаются. В соответствии с этим лопасти грудных ножек снабжены многочисленными перистыми щетинками, образующими вместе фильтрационный аппарат. Ножки совершают до 300—500 взмахов в 1 мин.

В простейшем случае, например у Sida (рис. 195, *1*), вода входит между створками в передней части раковины. При одновременном движении всех 6 пар ножек вперед между ними возникает как бы ряд всасывательных камер, куда просачивается вода. При этом щетинки отфильтровывают всю мелкую взвесь. Движение ножек назад сжимает камеры и выгоняет воду через заднюю часть раковины. Отфильтрованные частицы направляются при помощи специальных щетинок в продольный желоб, расположенный на нижней стороне туловища между основаниями грудных ножек. По этому желобу находящимися на его стенках щетинками пищевой комок проталкивается вперед, по направлению ко рту.

У Daphnia этот аппарат усложнен и усовершенствован (рис. 195, *2*). Из пяти пар ее грудных ножек фильтруют только третья и четвертая. При движении первой пары ножек вперед вода поступает в фильтрующую камеру. В это время третья и четвертая пары изгибаются вперед, обеспечивая дальнейший ток воды. Отфильтрованные пищевые частицы поступают в брюшной желобок. Пятая пара ног ограничивает сзади фильтрующую камеру. Делая взмах назад, она вместе с четвертой парой вызывает выводящий ток воды. Таким образом, между грудными ножками дафнии функции разделены, что говорит об их большой специализации.

Ближайшие к основанию наружные лопасти грудных ног фильтрующих ветвистоусых ракообразных превращены в жабры. По системе полостей кровь поступает в жабры и обогащается в них кислородом. В плазме крови ветвистоусых растворен гемоглобин, от которого в значительной степени зависит окраска рачков. Его концентрация меняется. Если содержание кислорода в воде низкое, кровь приобретает темно-красный цвет, если кислорода в воде много, кровь окрашена значительно светлее. Для изменения окраски рачков требуется около 10 суток. Дафнии с темно-красной кровью в воде с низким содержанием кислорода живут значительно дольше, чем дафнии, имеющие светлую, бедную гемоглобином кровь. Очевидно, гемоглобин, как и у позвоночных животных, связывает кислород.

Кровь приводится в движение мешковидным сердцем, взбалтывающим ее в полости тела (рис. 194, *6*). Настоящих кровеносных сосудов нет. Сердце дафнии бьется очень часто. При темпера-

туре 10 °С оно делает 150, а при температуре 20 °С даже 500 ударов в 1 мин.

Совсем иначе устроены и действуют грудные ножки хищных ветвистоусых ракообразных (табл. 48). Их боковые лопасти недоразвиты или отсутствуют, жабр нет совсем, а хорошо развитые внутренние ветви снабжены сильными шипами и шиповидными щетинками. При помощи грудных ног рачки схватывают других мелких животных, служащих им пищей. Хищные ветвистоусые воспринимают кислород скоплением железистых клеток, находящихся на голове.

Задний брюшной отдел тела ветвистоусых укорочен, часто изогнут под прямым углом и может прятаться между створками раковины. Он обычно заканчивается двумя когтями. Однако у многих хищных видов задний отдел имеет форму трубки, сохраняет сегментацию и иногда продолжается в длинный шип, назначение которого остается непонятным.

Наблюдая за поведением ветвистоустых рачков в водоеме или в аквариуме, нетрудно убедиться в том, насколько различны повадки разных видов. Особенно многочисленны рачки, проводящие всю жизнь в толще воды. Планктонные дафнии и некоторые другие ветвистоусые после взмаха задними антеннами и вызванного этим движением скачка некоторое время неподвижно парят в воде. Благодаря тому что центр тяжести их тела находится ниже места прикрепления антенн, в момент удара антенн тело рачка наклоняется, а в период покоя снова выпрямляется. Распростертые антенны препятствуют погружению рачка (рис. 195, *3*).

Планктонные ветвистоусые из рода Bosmina плавают иначе. Они беспрерывно машут задними антеннами, причем передняя часть их тела при каждом ударе несколько приподнимается. Однако длинные хоботообразные передние антенны служат балансиром, возвращающим тело в горизонтальное положение (рис. 195, *4*). Если босмине отрезать передние антенны, она начинает беспомощно кувыркаться и теряет способность к плаванию.

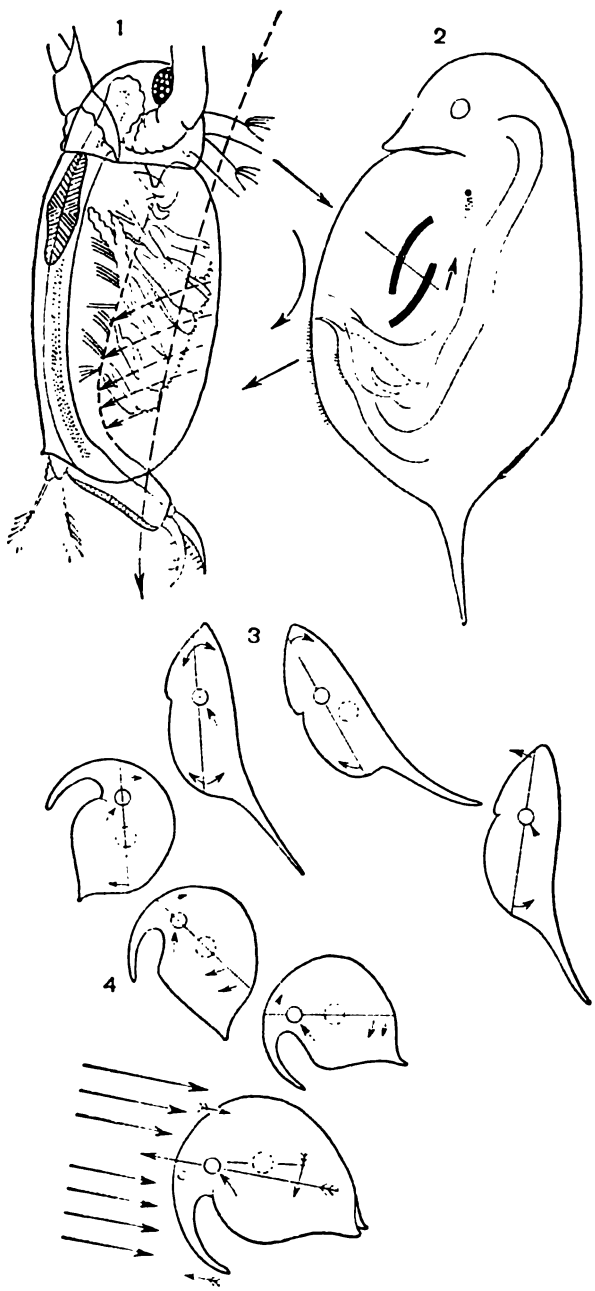
Среди зарослей подводных растений в прибрежной части озер и прудов часто попадается крупный (до 4 мм) ветвистоусый рачок Sida crystallina, который, как бы устав беспрерывно плавать, время от времени прикрепляется к растениям при помощи специальной присоски, находящейся на задней части его головы. Другой обитатель зарослей — Simocephalus — цепляется за растения щетинками задних антенн. Маленький шарообразный *хидорус* (Chydorus sphaericus), поплавав некоторое время, садится на водоросли и начинает ползать по ним, удерживаясь щетинками края раковины и отталкиваясь второй парой грудных ног и брюшком. Наиболее своеобразен способ передвижения Scapholeberis mucronata, который благодаря присутствию несмачиваемых щетинок на нижнем крае раковины может прикрепляться снизу к поверхностной пленке натяжения воды и быстро скользить по ней спинной стороной вниз (рис. 196).

Наряду с такими постоянно или временно плавающими формами существует большое число видов, плавающих очень плохо и постоянно ползающих по дну. Некоторые из них способны даже зарываться в поверхностный слой ила.

С жизнью многих ветвистоусых ракообразных в толще воды связано одно любопытное явление,

Рис. 195. Движения ветвистоусых:

1, 2 — токи воды (обозначены стрелками), вызываемые движениями конечностей Sida (*1*) и Daphnia (*2*); *3, 4* — движения в воде Daphnia (*3*) и Bosmina (*4*).



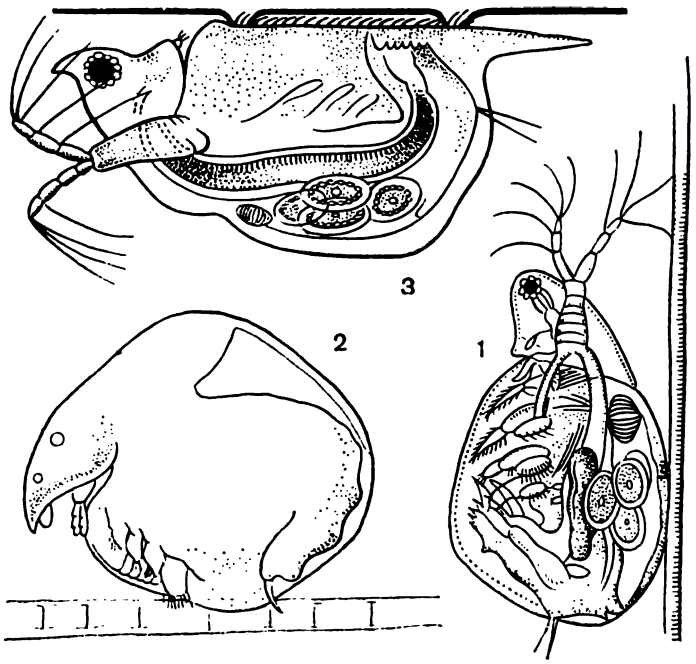


Рис. 196. Прикрепляющиеся ветвистоусые:

1 — Simocephalus vetulus на нити водоросли; *2* — Chydorus sphaericus на нити водоросли; *3* — Scapholeberis mucronata у поверхности воды.

получившее название ц и к л о м о р ф о з а. Сущность его заключается в том, что форма и величина раковины определенных видов закономерно изменяются по сезонам года. В летнее время у некоторых видов дафний на голове появляется так называемый «шлем», а у босмин на спинной стороне — «горб». Кроме того, у дафний удлиняется задний шип на раковине, а у босмин — передние антенны (рис. 197).

Эти изменения происходят параллельно изменению температуры воды. В данном случае важна, однако, не сама температура, а ее воздействие на плотность воды. Прогретая вода обладает меньшей плотностью, чем охлажденная. Для движения и парения в менее вязкой прогретой воде необходимы более длинные выросты, а иногда и иная форма тела. Поэтому летние формы дафний и босмин развивают специальные приспособления для передвижения и парения в таких условиях.

Большинство ветвистоусых ракообразных, как уже указывалось, питается, отфильтровывая мелкую, находящуюся в воде взвесь. Основной их пищей служат бактерии, одноклеточные водоросли и мелкие органические остатки — детрит. Наибольшее значение имеют бактерии. В опытах многих исследователей удавалось воспитывать ветвистоусых при кормлении их одними бактериями, а американский зоолог Б а н т а получил в таких условиях около 1600 поколений дафний. В природных водоемах ветвистоусые прекрасно живут и размножаются при концентрации бактерий не менее 1 млн. в 1 см^3 воды. Если численность бактерий меньше 500 тыс. на 1 см^3, наступление половозрелости дафний задерживается; если же численность бактерий падает ниже 200 тыс. на 1 см^3, жизнь рачков становится невозможной. С другой стороны, избыточное количество бактерий (более 3—5 млн. на 1 см^3) также вредно влияет на рачков и вызывает прежде всего замедление или приостановку их размножения, а иногда даже их гибель. Это объясняется выделением бактериями продуктов обмена веществ, ядовитых для ветвистоусых.

От количества бактерий в водоеме зависит численность ветвистоусых. Неоднократно наблюдалось уменьшение числа ветвистоусых в период массового развития сине-зеленых водорослей. Некоторые исследователи предполагали вредное воздействие сине-зеленых на рачков. Однако, по данным Е. Ф. М а н у й л о в о й, бурное развитие сине-зеленых само по себе никакого влияния на рачков не оказывает. Оно подавляет развитие бактерий и именно таким образом косвенно воздействует на ветвистоусых. Часто наблюдающиеся периоды резкого увеличения численности ветвистоусых обычно следуют за периодами размножения бактерий.

Помимо бактерий, фильтрующие ветвистоусые используют в пищу одноклеточные водоросли. Они могут заглатывать только самые мелкие виды протококковых и зеленых водорослей, которые обычно развиваются в большом количестве в прудах, но не в крупных озерах. Обычные, особенно колониальные, планктонные водоросли слишком велики для того, чтобы быть проглоченными рачками. Во многих случаях водоросли приобретают большое значение для ветвистоусых не потому, что поедаются ими, а потому, что после отмирания вызывают массовое развитие бактерий — основного корма рачков.

При фильтрации пищи рачки не могут отсортировывать съедобные частицы от несъедобных. Они способны только отбирать частицы по их размеру, отбрасывая слишком крупные. С этим связаны, по наблюдениям В. М. Р ы л о в а, те изменения в составе планктона, которые наблюдаются при проникновении планктона стоячих водоемов в текучие. Эти изменения сводятся главным образом к резкому уменьшению численности ветвистоусых ракообразных, в то время как численность других планктонных животных, например коловраток, существенно не меняется. Оказывается, что речной поток несет мелкие минеральные частицы и попавшие в него планктонные ветвистоусые отфильтровывают их и заполняют ими свой кишечник. Рачки идут ко дну и погибают, а коловратки, захватывающие пищу иным способом, и притом еще более мелкую, остаются невредимыми.

Фильтрация пищи рачками происходит беспрерывно. Время, нужное для заполнения кишечни-

ка, колеблется от 10 до 240 мин и зависит от величины рачков, размеров пищевых частиц, их концентрации и температуры. Мелкая босмина в культуре водоросли Ankistodesmus наполняет кишечник в течение 10 мин, а в культуре бактерии Bacillus coli тратит на это 2—2,5 ч. В течение суток одна дафния поглощает от 4,8 до 40,8 млн. бактерий (в зависимости от их концентрации). Даже после наполнения кишечника рачки продолжают фильтровать, и отфильтрованные частицы двигаются вперед по их брюшному желобку. Но в рот они не попадают: ротовые придатки и задний отдел тела выталкивают их снова в воду. Рачки начинают заглатывать пищу только после того, как кишечник хотя бы частично освободится от ее остатков.

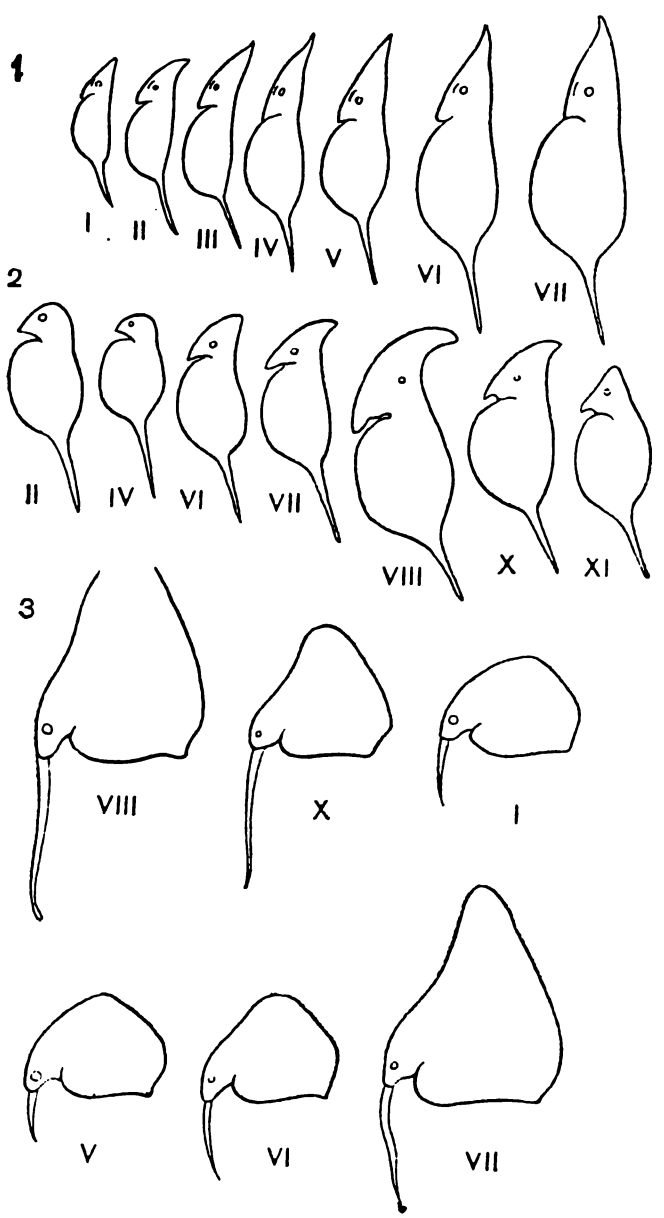
Совсем иначе добывают себе пищу хищные виды. Самый крупный совершенно прозрачный ветвистоусый рачок Leptodora kindtii (табл. 48, *14*) неподвижно парит в воде и своим громадным глазом высматривает добычу. Достаточно нескольких сильных взмахов его задних антенн для того, чтобы он настиг какого-нибудь более мелкого планктонного рачка или коловратку, схватил жертву далеко вынесенными вперед грудными ногами и вонзил в нее острые зазубренные жвалы. Приблизительно так же охотится и другой крупный хищник — Bythotrephes (табл. 48, *2*). Оба рачка сначала размельчают жертву жвалами, а затем всасывают жидкую пищу. Они нападают почти на всех планктонных животных, включая собственную молодь, но не трогают сидячих и даже временно прикрепляющихся рачков, например сиду и симоцефалюса.

Лептодора и битотрефес весьма прожорливы. При температуре 20—25° С каждая лептодора съедает за сутки более 50, а битотрефес около 25 рачков. Соответствующие расчеты показывают, что в некоторых водоемах, например в Рыбинском водохранилище, хищные ветвистоусые выедают заметную часть зоопланктона (более 40% всех планктонных животных). Наносимый ими таким образом вред не так велик, поскольку они в свою очередь интенсивно потребляются многими рыбами.

В некоторых водоемах планктонные ветвистоусые ракообразные подобно другим планктонным животным совершают регулярные суточные вертикальные миграции. В темное время суток они поднимаются в поверхностные слои воды, а в светлое время уходят вниз. Однако во многих озерах и водохранилищах большая часть рачков круглые сутки остается близ поверхности.

До тех пор пока условия жизни ветвистоусых рачков благоприятны, в водоемах встречаются только самки, откладывающие и вынашивающие в выводковых камерах неоплодотворенные яйца. Число этих яиц различно не только у разных видов, но даже у различных особей одного вида. Разные виды дафний образуют до 50 или даже до 100 яиц на самку, босмины — до 16 яиц, а мелкие донные виды — не больше 2 яиц. Яйца развиваются в выводковой камере матери, где из них образуются сначала подвижные эмбрионы, а затем вполне сформировавшиеся маленькие рачки, покидающие выводковую камеру и приступающие к самостоятельному существованию. Летом, при достаточном количестве пищи, рождение молоди и появление в камере новых яиц происходят каждые 1—2 суток, благодаря чему численность ветвистоусых может очень быстро увеличиваться. Обыкновенно рождение молоди сопровождается линькой самки.

Рис. 197. Цикломорфоз планктонных ветвистоусых:
1 — Daphnia cucullata; *2* — D. cristata; *3* — Bosmina coregoni (римскими цифрами обозначены месяцы, в течение которых существует каждая форма).



У хищных ветвистоусых, например у лептодоры и битотрефеса, выводковая камера изолирована от окружающей среды и при выходе молоди каждый раз разрушается, а затем восстанавливается вновь.

Вышедшая на свободу молодь часто линяет и быстро растет. Первые три линьки происходят через 1—1,5 суток, а следующие через 2—3 суток. Большинство видов достигает половозрелости после третьей-четвертой линьки, т. е. через 2—6 суток после рождения. Так получаются новые поколения самок, продолжающие размножаться партеногенетически.

Но вот условия существования ветвистоусых рачков ухудшились вследствие понижения температуры, уменьшения количества пищи или загрязнения водоема. Это ухудшение сейчас же сказывается на судьбе яиц, находящихся в половых путях самки. Из неоплодотворенных яиц после их откладки в выводковую камеру выходят не самки, а самцы. Кроме того, часть яиц в половых путях самки подвергается второму делению созревания, в результате которого количество хромосом в яйце уменьшается вдвое. Такие яйца могут развиваться только после оплодотворения. При слиянии яйца и сперматозоида восстанавливается полное количество хромосом.

Замечательно, что даже кратковременные отклонения от нормальных условий жизни могут прерывать процесс партеногенетического размножения. Судьба яйца определяется за 15 мин до его выхода из половой системы самки. Если в этот момент рачки подвергнутся каким-нибудь неблагоприятным воздействиям, из их яиц выведутся самцы или эти яйца будут непременно нуждаться в оплодотворении.

Самцы ветвистоусых ракообразных — карлики по сравнению с самками. Часто они в несколько раз меньше самок (рис. 198). Их передние антенны удлинены, а первая пара грудных ножек снабжена коготками, помогающими удерживать самку.

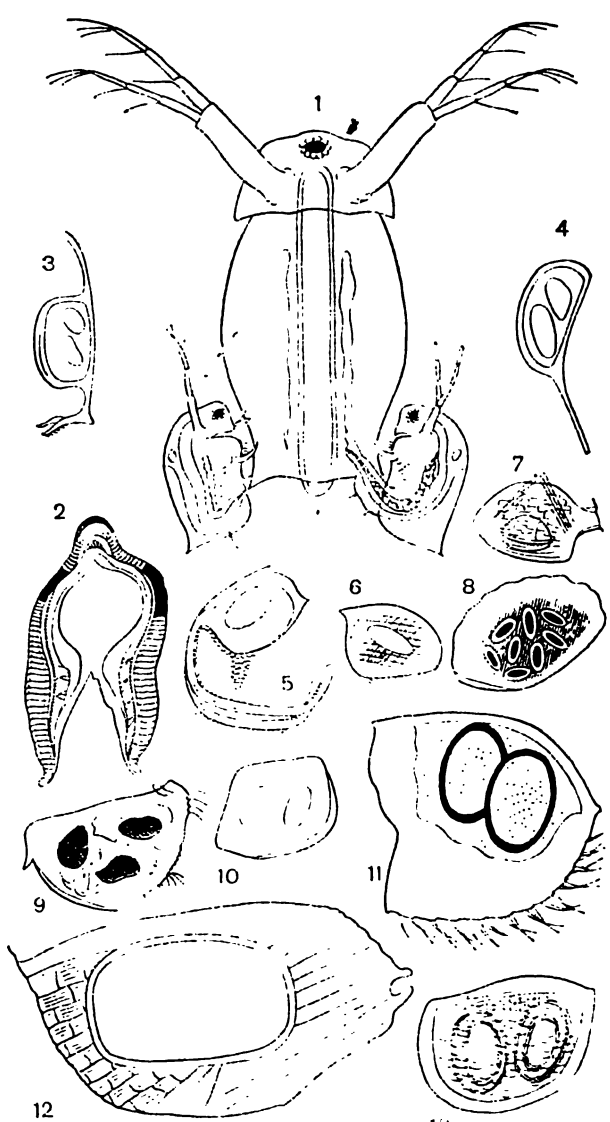
Обыкновенно самцы появляются в водоемах осенью, после значительного понижения температуры. Они прикрепляются к самкам при помощи коготков передних ног и при помощи передних антенн, причем у дафний нередко к одной самке прикрепляются два самца. Сперма проникает в выводковую камеру близ отверстий яйцеводов, а потом и в них.

Оплодотворенные яйца во многих отношениях отличаются от неоплодотворенных. Их гораздо меньше (редко больше двух), но зато они значительно богаче желтком и поэтому крупнее, чем партеногенетические. Вокруг них развиваются защитные оболочки. У Sida, Diaphanosoma, Holopedium и хищных видов оплодотворенные яйца снабжены двумя оболочками — плотной внутренней и клейкой наружной. Такие яйца откладываются в воду и опускаются на дно.

У большинства ветвистоусых оплодотворенные яйца откладываются в выводковую камеру, а в образовании их защитных оболочек принимает участие материнская раковина. Ее спинной край становится толще, под раковиной собираются клетки, плотным слоем окружающие яйцо или яйца. У дафний поверх этих клеток выделяется кутикула и в выводковой камере возникает так называемое седлышко, или эфиппиум, содержащее обычно два яйца. Формирование эфиппиума продолжается 2—3 суток, и самка носит его в течение 1—2 суток. Затем она линяет, и эфиппиум оказывается на свободе. Благодаря присутствию воздухоносного слоя эфиппиумы дафний плавают на поверхности воды. У некоторых других ветвис-

Рис. 198. Размножение ветвистоусых:

1 — спаривание дафний; *2* — поперечный разрез через яйцо Daphnia magna; *3* *13* — эфиппиумы разных ветвистоусых: *3* — Daphnia magna, *4* — D. balchashensis, *5* — Leydigia acanthocercoides, *6* — Oxyurella tenuicaudis, *7* — Bosmina longirostris, *8* — Eurycercus lamellatus, *9* — Drepanothrix dentata, *10* — Ilyocriptus sordidus, *11* — Macrothrix hirsuticornis, *12* — Alonella excisa, *13* — Moina macrocopa.



тоусых наружной оболочкой эфиппиума служит вся раковина или значительная ее часть, сброшенная при линьке (рис. 198).

Главная биологическая особенность оплодотворенных яиц заключается в том, что они могут развиваться только после более или менее продолжительного периода покоя и поэтому называются покоящимися. Такие яйца помогают рачкам переносить всевозможные неблагоприятные условия; они вмерзают в лед, высыхают, сохраняя в течение длительного времени жизнеспособность. В то же время они служат средством расселения ветвистоусых, легко переносясь из водоема в водоем ветром, вместе с илом, присохшим к лапкам водоплавающих птиц, и т. д. Благодаря покоящимся яйцам ветвистоусые широко распространены во всех стоячих водоемах нашей планеты.

Многие виды зиму проводят в стадии покоящегося яйца, которое начинает развитие весной и дает начало самке, приступающей к партеногенетическому размножению. У всех ветвистоусых, за исключением лептодоры, из яйца выходит вполне сформировавшийся рачок. Лептодора — единственный представитель ветвистоусых, имеющий личинку; она вылупляется из покоящегося яйца на стадии метанауплиуса (табл. 48, *17*).

Число известных видов ветвистоусых — около 420. Некоторые из них распространены очень широко и встречаются в самых разнообразных водоемах, другие приурочены к определенным районам или населяют водоемы какого-нибудь одного типа. Во всех странах света обитают *обыкновенная дафния* (Daphnia pulex), *планктонная дафния* (D. longispina), *босмина* (Bosmina longirostris), *хидорус* (Chydorus sphaericus) и многие другие. В то же время существуют виды, живущие только на Крайнем Севере (Daphnia arctica, Eurycercus glacialis). Преимущественно в северной части СССР и Америки встречается своеобразный Holopedium gibberum, имеющий поверх раковины студенистую оболочку, придающую рачку вид прозрачного шарика (табл. 48, *16*). Этот рачок изредка встречается и в средней части СССР, в водоемах, связанных с моховыми болотами. Наконец, есть и тропические виды, в нашей стране обитающие на залитых водой рисовых полях Узбекистана, в Закавказье, в водоемах дельты Волги. Высказывается предположение о том, что их покоящиеся яйца переносятся на колоссальные расстояния воздушными потоками.

Некоторые ветвистоусые рачки населяют только те водоемы, вода которых имеет кислую реакцию и бедна минеральными солями, но большинство видов способно существовать в самых разнообразных, в том числе и неблагоприятных условиях, например в условиях недостаточного содержания кислорода в воде.

Немногочисленные морские представители ветвистоусых ракообразных также распространены очень широко, но приурочены преимущественно к прибрежным водам. Только в Каспийском море обитает несколько чрезвычайно своеобразных видов (табл. 48, *6*, *18*), частично присущих только Каспию, частично встречающихся также в Азовском море и в опресненных районах Черного моря. Среди них особенно причудливы виды рода Cercopagis, снабженные необыкновенно длинной хвостовой иглой, в 5—6 раз превосходящей по длине их тело. Каспийские ветвистоусые близки к некоторым пресноводным северным видам (например, Bythotrephes); предполагается, что при таянии великого ледника эти виды были внесены в Каспийское море и, приспособившись к новым для них условиям, дали начало каспийским эндемикам.

Значение ветвистоусых ракообразных в жизни стоячих пресноводных водоемов очень велико. Они служат излюбленным и весьма питательным кормом для многих рыб, как взрослых, так и молоди, и истребляются рыбами в огромном количестве. В кишечнике рипуса из уральского озера Увильда оказалось 47 тыс. босмин и 8,5 тыс. дафний. Чудской сиг, снеток, ряпушка, молодь судака, амурского сазана и многих других рыб питаются главным образом ветвистоусыми ракообразными. Питательность этого корма очень высока: содержание белка в теле дафнии достигает 50%, а жира 11% по массе. Многие морские рыбы также в большом количестве поедают ветвистоусых.

Высокие пищевые качества ветвистоусых ракообразных в полной мере оценены рыбоводами. На рыбоводных заводах нашей страны осуществляется массовое разведение дафний и моин, которыми кормят молодь осетровых и лососевых рыб.

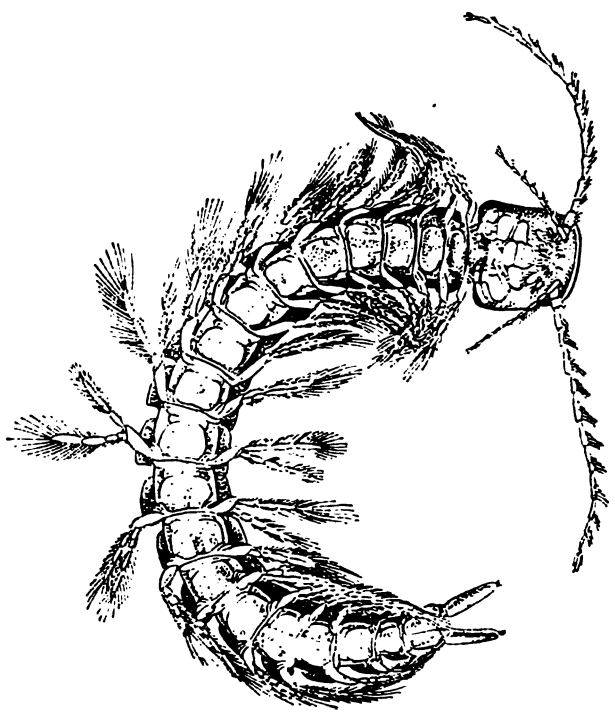
Перед рыбоводами, занимающимися этим трудным делом, стоит задача обеспечить беспрерывное партеногенетическое размножение разводимых рачков. Для этого необходимо создать в бассейнах, в которых разводятся рачки, постоянные благоприятные для них условия. В случае хотя бы временного ухудшения условий существования рачков их яйца, как было описано раньше, оплодотворяются и превращаются в покоящиеся. Подойдя к бассейну, рыбовод обнаруживает вместо массы живых копошащихся рачков плавающие на поверхности воды эфиппиумы, которых рыбки есть, конечно, не будут. Дело может кончиться гибелью от голода сотен и тысяч маленьких осетрят и севрюжат.

Дафний и моин разводят в цементированных или просто выкопанных в земле бассейнах, воду которых удобряют навозом, отваром с жиротопки и азотобактерином. Эти вещества благоприятствуют массовому развитию бактерий, используемых в пищу рачками. Иногда бассейны делают проточными, что позволяет регулировать их температурный и газовый режим.

ПОДКЛАСС РЕМИПЕДИИ (REMIPEDIA)

В последние годы обследовано немало морских пещер. В них обнаружено довольно много морских животных. Среди них особый интерес представляют рачки Speleonectes (рис. 199), настолько не похожие на других ракообразных, что они были выделены в самостоятельный подкласс. Тело этих животных, длиной до 43 мм, подразделено на голову, туловище, состоящее не более чем из 32 сегментов, и тельсон с фуркой. Голова, помимо обычных 2 пар антенн, несет парные лобные выросты. Ротовые конечности ноговидные, членистые, сходны по строению с первой парой туловищных ножек, вошедших в состав ротового аппарата. Туловищные ножки отходят от боков сегментов и состоят из 2 разделенных на членики ветвей. Животные плавают спиной вниз, загребая воду ножками. Эти слепые депигментированные животные сначала были обнаружены в затопленной морем пещере на глубине 19 м на Большом Багамском острове. Впоследствии в сходных местообитаниях их обнаружили на других островах Багамского архипелага. Самое удивительное, что они были найдены и в одной из лавовых пещер на Канарских островах. Архаическое однообразное расчленение этих рачков, строение их конечностей и разорванный тип ареала свидетельствуют о древности данной группы ракообразных. По-видимому, они представляют реликт фауны верхнемелового моря Тетис, один из заливов которого находился между Северо-Восточной Африкой и Северной Америкой, соединенными непрерывной береговой линией. После расхождения материков и возникновения Атлантического океана ареал этих животных оказался разорванным надвое. В настоящее время известно 4 вида ремипедий, относимых к 3 родам.

Рис. 199. Спелеонектес (Speleonectes).



ПОДКЛАСС ЦЕФАЛОКАРИДЫ (CEPHALOCARIDA)

В 1955 г. американский зоолог Сандерс занимался изучением морской фауны близ Океанографического института в Вудс-Холе, на берегу Атлантического океана. Его интересовали не только крупные, но и мелкие обитатели дна. На небольшой глубине (9—20 м) он обнаружил маленьких рачков, которые оживленно двигались среди частиц грунта, изгибая длинное тонкое тело. Внимательно рассмотрев добычу, Сандерс установил, что эти рачки непохожи на всех известных до сих пор, но в то же время имеют те или иные общие признаки почти с каждым из известных подклассов ракообразных. Это заставило изучить рачков более подробно, так как при исследовании их строения можно было надеяться выяснить родственные отношения главных групп класса ракообразных.

Эти рачки (длиной тела от 2.0 до 3,7 мм) имеют крупную голову, задний край которой нависает над первым грудным сегментом. Глаз у них нет. Задние антенны расположены позади рта. У всех остальных ракообразных во взрослом состоянии обе пары антенн находятся перед ртом, и только у личинок они занимают такое же положение, как у взрослых цефалокарид. За большой верхней губой открывается рот, по краям которого помещаются жвалы. Передние челюсти маленькие, а задние имеют такое же строение, как следующие за ними грудные ножки: большая основная часть, снабженная внутренними выростами, служащая для передвижения, расчлененная внутренняя ветвь и две листовидные наружные лопасти. Сходство в строении и функциях челюстей и грудных ножек может считаться признаком примитивной организации; у цефалокарид челюсти еще не достигли той степени специализации, которой они достигли у других ракообразных.

Грудной отдел состоит из 8 сегментов. Грудные ножки совершают такие же движения, как у жаброногов. Они сгибаются последовательно, вызывая ток воды, направленный вперед, ко рту. При изгибании ножек назад вода с боков устремляется между ними (рис. 200, *1—6*), а при их изгиба-

нии вперед вода проталкивается также вперед (рис. 200, *7—9*). Оседающие при этом на щетинках взвешенные частицы попадают в рот и поедаются. Конечности последнего грудного сегмента недоразвиты или отсутствуют.

Брюшко у́же и длиннее грудного отдела. В него входит 11 сегментов, оно заканчивается фуркальными ветвями, вооруженными необычайно длинными щетинками.

Цефалокариды—гермафродиты. В яйцевом мешке одновременно развивается только один (или пара) эмбрион, но зато некоторые виды, например Lightiella incisa, размножаются круглый год. Из яиц выклевываются личинки (метанауплиус), напоминающие взрослых, но имеющие меньше сегментов, их антенны и жвалы развиты полностью, а обе пары челюстей зачаточны (рис. 200, *Г*). Дальнейшее развитие происходит очень плавно: с каждой последующей линькой добавляется 1—2 сегмента тела, и так же постепенно увеличивается число конечностей. У одних видов через 13, у других через 18 линек рачки достигают половозрелости.

Личинки, так же как и взрослые, ведут донный образ жизни. Они не похожи на науплиусов жаброногих ракообразных, так как имеют сравнительно длинные расчлененные антенны, короткое основание задних антенн и двуветвистые жвалы. Эти признаки свойственны науплиусам других ракообразных.

В настоящее время описано 9 видов цефалокарид. Первый открытый Сандерсом вид цефалокарид — Hutchinsoniella macracantha — был собран на мелководье. Большинство последующих находок также относятся к небольшой глубине. Но в 1962 г. Хесслер и Сандерс обнаружили H. macracantha у берегов Новой Англии на глубине 300 м, а в 1973 г. — новый вид Sandersiella bathyalis у побережья Юго-Западной Африки на глубине даже 1227—1559 м.

Цефалокариды встречены на восточном побережье Северной и Южной Америки, в заливе Сан-Франциско, в Карибском море, в Мексиканском заливе, у побережий Западной Африки, Перу, Новой Зеландии, у берегов Новой Каледонии и у южного побережья Японии. Можно предположить, что впоследствии цефалокариды будут обнаружены и в других районах Мирового океана.

Сравнение признаков цефалокарид и других ракообразных показывает, что цефалокариды занимают центральное положение в этом классе. Из конечностей цефалокарид можно вывести все типы конечностей, свойственные разным подклассам и отрядам ракообразных. В особенности сходны и по форме, и по функциям конечности цефалокарид и жаброногов. Строением головы и заднего конца тела цефалокариды напоминают веслоногих, много общего у них и с личинками высших ракообразных. По всей вероятности, цефа-

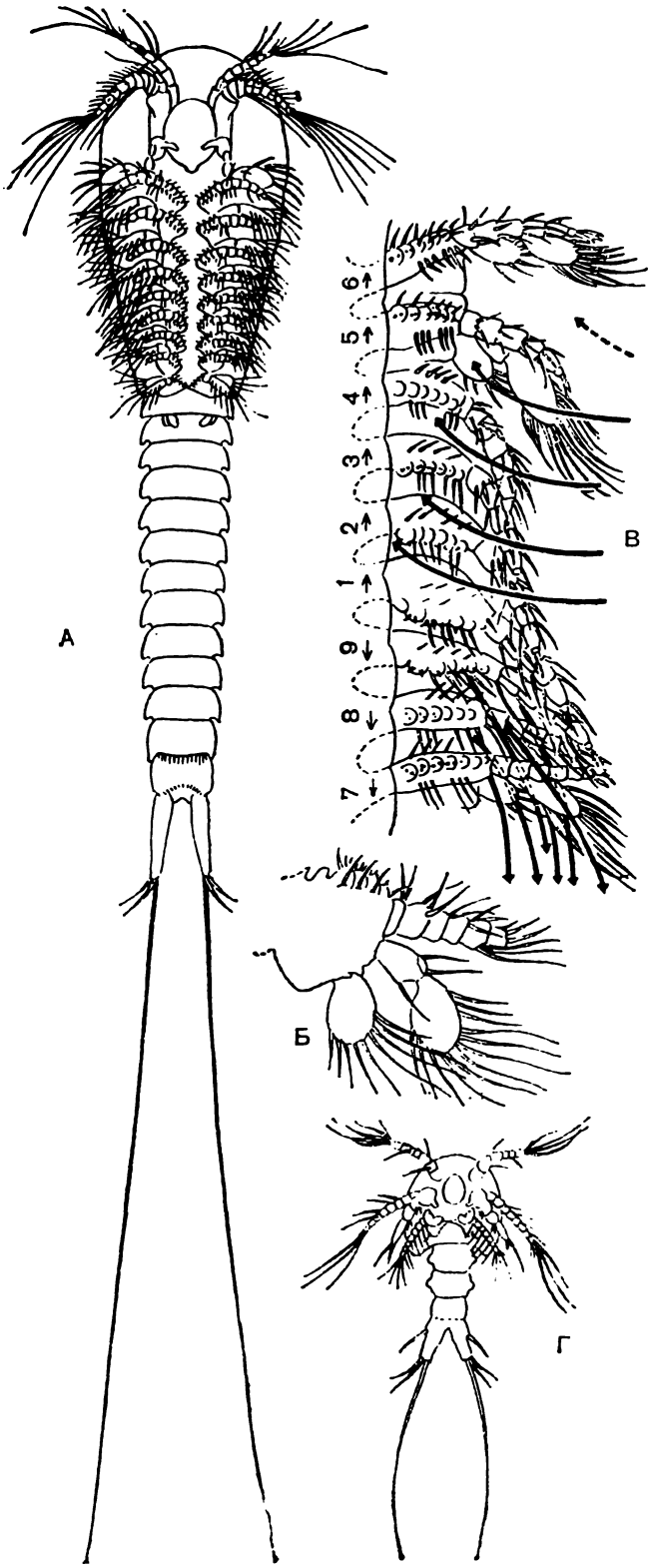


Рис. 200. Цефалокарпды:
А — общий вид Hutchinsoniella; *Б* — ее грудная ножка; *В* — движение конечностей и вызываемые ими токи воды (обозначены стрелками, цифрами сверху показана последовательность взмахов ног); *Г* — первая личинка.

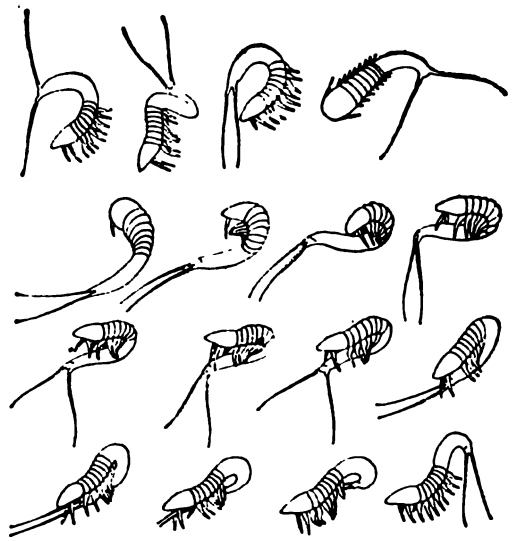


Рис. 201. Движения Hutchinsoniella на поверхности грунта.

локариды сохранили многие признаки, которыми обладали некогда существовавшие общие предки всех ракообразных.

ПОДКЛАСС МАКСИЛЛОПОДЫ (MAXILLOPODA)

Грудной отдел у Maxillopoda состоит из определенного числа сегментов, обычно из 6 или реже оно сокращено до 5 или 4. Грудные ножки служат только для передвижения или для возбуждения токов воды, но не несут дыхательной функции и лишены жевательных отростков. Ротовые придатки хорошо развиты, часто служат для фильтрации. Сложные глаза и жабры обычно отсутствуют, кровеносная система сильно упрощена или отсутствует. Развитие со сложным метаморфозом.

В состав этого подкласса наряду со свободноживущими рачками, сохраняющими типичное для Maxillopoda строение, входят ракообразные, ведущие прикрепленный и паразитический образ жизни, сильно изменивший их организацию.

Maxillopoda распространены чрезвычайно широко. Они населяют как море, так и пресные воды, живут как на дне, так и в толще воды, обитают в подземных и в капиллярных водах, пропитывающих песок, опускаются на огромные океанические глубины, паразитируют на других животных, в том числе и на других ракообразных, — словом, они эволюционировали в различных направлениях и приспособились к существованию в самых разнообразных условиях.

В этот подкласс включают 5 отрядов — веслоногих, карпоедов, мистакокарид, мешкогрудых и усоногих.

ОТРЯД ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (COPEPODA)

При изучении жизни каждого водоема — от маленькой лужи до океана — исследователь встречается с этими рачками. Планктонная сеть, протянутая на любой глубине океана, в жарких тропиках или в холодных приполярных водах, приносит улов, состоящий преимущественно из веслоногих рачков. В ручьях и озерах глубоких темных пещер также обитают эти ракообразные. Они массами плавают во всех обычных пресноводных водоемах, часто не уступая по численности ветвистоусым. Некоторые из них паразитируют на рыбах и других водных животных, причем нередко под влиянием паразитизма меняются настолько, что не сразу можно угадать их истинную природу. Веслоногие массами поедаются рыбами. Сельдь, иваси и многие другие рыбы питаются почти исключительно веслоногими. Большинство этих ракообразных — животные микроскопические, длина их тела от 1 мм и меньше до 5 мм; лишь отдельные глубоководные и паразитические виды достигают длины 1—3 см. В настоящее время насчитывается около 7500 видов веслоногих.

Тело свободноживущих веслоногих разделяется на голову, грудь и брюшко (рис. 202). Голова слитная, без всяких следов сегментации, срастается с первым грудным сегментом. Передний конец головы часто вытянут в загнутый вниз клюв, или рострум. Очень характерно отсутствие парных фасеточных глаз; на лобной части головы расположен только науплиальный глазок. Именно это обстоятельство позволило датскому натуралисту Мюллеру в свое время назвать обычных пресноводных веслоногих «циклопами», по имени одноглазых гигантов из греческой мифологии.

Голова снабжена 5 парами придатков. Передние антенны часто очень длинные, иногда длиннее тела, и участвуют в плавании и парении рачков. Кроме того, они выполняют и функции органов чувств: на них сидят чувствительные щетинки и цилиндрические чувствительные придатки. Задние антенны короткие, обычно двуветвистые. Жвалы мощные и имеют двуветвистый щупик. Их жевательная сильно хитинизированная часть обладает острыми зубцами, помогающими раздроблять пищу. При внимательном рассмотрении зубцов жвал некоторых морских веслоногих выяснилось, что эти зубцы покрыты кремневыми коронками, увеличивающими их прочность (рис. 203). Открытие кремневых коронок интересно в двух отношениях. Во-первых, оно указывает на способность веслоногих ракообразных усваивать и кон-

центрировать кремний; такой способности лишены почти все высшие беспозвоночные — черви, моллюски, а также другие членистоногие. Во-вторых, можно надеяться найти в геологических отложениях кремневые коронки древних веслоногих, почти совсем не сохранившихся в ископаемом состоянии.

Передние челюсти веслоногих устроены очень сложно, так как снабжены внутренними и наружными лопастями и многочисленными перистыми щетинками. Задние челюсти имеют только внутренние лопасти и также многочисленные щетинки. К головным придаткам присоединяется пара одноветвистых ногочелюстей, принадлежащих переднему слившемуся с головой грудному сегменту.

Задние антенны, щупики жвал и передние челюсти фильтрующих веслоногих совершают частые и беспрерывные взмахи, создающие круговороты воды, которые приносят взвешенные пищевые частицы. Эти частицы отфильтровываются главным образом щетинками задних челюстей.

Грудной отдел состоит из 5 сегментов с ясно видимыми границами между ними. Все 5 пар грудных ножек у примитивных веслоногих устроены одинаково. Каждая ножка состоит из 2-члениковой основной части и двух обычно 3-члениковых ветвей, вооруженных шипами и щетинками. Эти ножки совершают одновременные взмахи, действуя как весла и отталкивая тело рачка от воды. У многих более специализированных видов пятая пара ножек самца преобразована в аппарат, приспособленный для удерживания самки во время спаривания и прикрепления сперматофоров к ее половым отверстиям. Нередко пятая пара ног редуцирована.

Брюшной отдел состоит из 4 сегментов, но у самок часто их число меньше, так как некоторые из них сливаются между собой. На переднем брюшном сегменте открывается парное или непарное половое отверстие, и у самки этот сегмент часто крупнее остальных. Брюшко заканчивается тельсоном, с которым сочленены фуркальные ветви. Каждая из них вооружена несколькими очень длинными, иногда перистыми щетинками. Эти щетинки особенно сильно развиты у планктонных видов, у которых они увеличивают поверхность тела (по отношению к его объему), чем способствуют парению рачка в толще воды.

Строение паразитических видов сильно отклоняется от описанного. Их головные придатки превращаются в органы прикрепления к хозяину и в связи с этим часто имеют вид хитиновых крючков, погруженных в кожу рыб или других водных животных. Плавательные ножки иногда исчезают совсем, или число их сокращается. В большей или меньшей степени исчезает сегментация, покровы становятся мягкими. Специализированные паразиты приобретают червеобразную форму тела и теряют всякое сходство с ракообразными. Однако можно подобрать полную серию переходов между такими предельно упрощенными видами и нормальными свободноживущими. Кроме того, яйца прикрепляются к телу паразитических видов совершенно так же, как к телу свободноживущих, и из яиц выходят такие же личинки.

Дыхание веслоногих осуществляется всей поверхностью тела, жабры отсутствуют. С этим, возможно, связано и слабое развитие или даже отсутствие кровеносной системы. Сердце есть только у представителей подотряда Calanoida, да и у них оно невелико, хотя и бьется очень часто: например, у морского рачка Labidocera оно совершает более 150 ударов в 1 мин. У остальных веслоногих полостная жидкость приводится в движение сокращениями кишечника.

Все веслоногие раздельнополы. Самцы обычно меньше самок и у свободноживущих видов отличаются от самок искривленными (одной или обеими) передними антеннами, а также иным строением пятой пары грудных ножек. Особенно резко различны самцы и самки многих паразитических видов. У некоторых из них прикрепленные к хозяи-

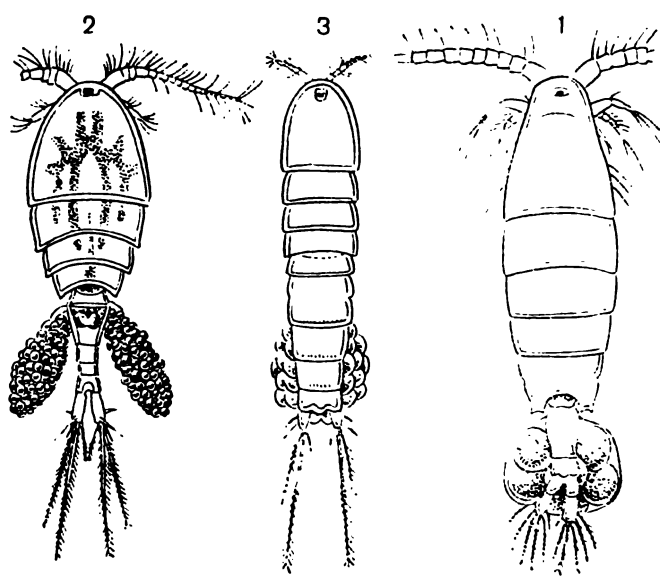
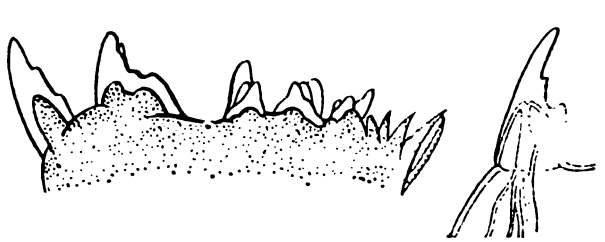


Рис. 202. Общий вид самок трех подотрядов веслоногих: *1* — Calanoida; *2* — Cyclopoida; *3* — Harpacticoida.

Рис. 203. Край жующей пластинки Eucalanus bungii и один зубец при большом увеличении.



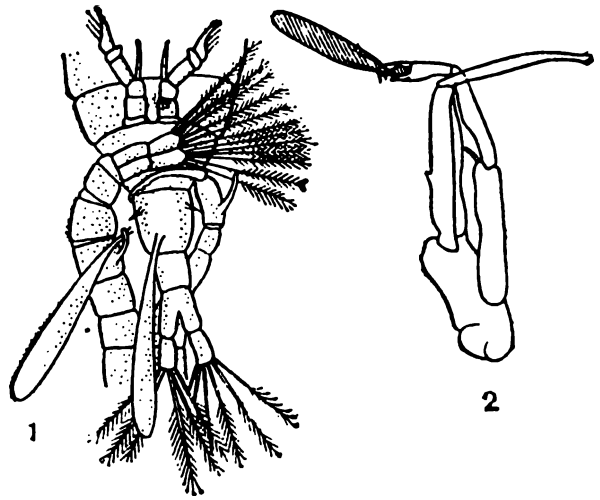


Рис. 204. Спаривание Calanoida:

1 — прикрепление сперматофора к генитальному сегменту самки у Diaptomus; *2* — пятая пара ног Pareuchaeta gracilis, последний членик левой ноги со «щипчиками», удерживающими сперматофор.

ну самки полностью теряют сегментацию и конечности, а маленькие самцы сохраняют облик поздней личинки и свободно плавают. У других (семейство Lernaeopodidae) маленькие самцы, также сходные с поздней личинкой, своими клешневидными челюстями и ногочелюстями прикрепляются к крупным червеобразным паразитическим самкам.

При спаривании самец удерживает самку пятой парой грудных ножек и первыми антеннами и при помощи той же пятой пары ног приклеивает колбасовидный сперматофор близ ее половых отверстий, т. е. к нижней стороне первого брюшного сегмента. У некоторых видов одна из ветвей пятой пары ног самца снабжена на конце щипчиками, захватывающими сперматофор и переносящими его на нужное место (рис. 204). Из сперматофора сперма попадает в семяприемник самки. При выметывании яиц они оплодотворяются.

Большинство морских планктонных видов откладывает яйца прямо в воду, но у пресноводных и паразитических, а также у морских донных и прибрежных видов яйца склеиваются между собой специальным секретом и прикрепляются близ половых отверстий самки. У одних веслоногих таким образом формируется один, у других — два яйцевых мешка, которые самка носит на себе до выхода из яиц личинок.

Из яйца выходит личинка науплиус. Личинка многократно линяет и постепенно приближается по своим признакам к взрослому рачку. Различают 11—12 личиночных стадий: 5—6 науплиальных и 6 копеподитных, из которых последняя — взрослая половозрелая стадия. Сначала личинки имеют лишь две пары антенн и жвалы, затем у них развиваются остальные ротовые придатки, но тело остается несегментированным. Копеподитные стадии отличаются сегментацией заднего конца тела и постепенным развитием грудных ножек. Для завершения метаморфоза разным веслоногим требуется различное время, да и биология личинок далеко не у всех видов одинакова.

Образ жизни, способ питания и среда обитания веслоногих рачков настолько разнообразны, что лучше рассмотреть этот отряд не целиком, а каждый из входящих в него подотрядов в отдельности.

В пределах отряда веслоногих принято различать 13 подотрядов, из которых 10 объединяют исключительно паразитические виды. Свободноживущие веслоногие относятся к подотрядам Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida (рис. 202).

Calanoida — исключительно планктонные животные. Их голова и грудь значительно длиннее узкого брюшка, передние антенны очень длинные, превосходят голову и грудь, а нередко и все тело рачка, если есть яйцевой мешок, то один.

Cyclopoida обитают преимущественно на дне или в придонных слоях воды. Среди них есть и паразиты. Их голова и грудь относительно всего тела гораздо короче, чем у Calanoida, передние антенны короткие, не достигают и середины головогрудного отдела, брюшко у́же груди. Самки всегда носят два яйцевых мешка.

Harpacticoida, за единичными исключениями, живут на дне и больше ползают, чем плавают. Тело их червеобразно благодаря тому, что брюшной отдел почти не отличается по ширине от грудного. Передние антенны очень короткие, самки большинства видов образуют один яйцевой мешок.

Представители всех трех подотрядов населяют как моря, так и пресные воды.

ПОДОТРЯД КАЛАНИДЫ (CALANOIDA)

Вся организация Calanoida превосходно приспособлена к жизни в толще воды. Длинные антенны и перистые щетинки фуркальных ветвей позволяют морскому Calanus или пресноводному Diaptomus неподвижно парить в воде, лишь очень медленно погружаясь. Этому способствуют находящиеся в полости тела рачков капли жира, уменьшающие их плотность. Во время парения тело рачка располагается вертикально или наклонно, причем передний конец тела расположен выше заднего. Опустившись на несколько сантиметров вниз, рачок делает резкий взмах всеми грудными ножками и брюшком и возвращается на прежний уровень, после чего все повторяется сначала. Таким образом, путь рачка в воде рисуется зигзагообразной линией (рис. 205, *1*). Некоторые морские Calanoida, как, например, приповерхностный вид ярко-синего цвета Pontellina mediterranea, совершают настолько резкие скачки, что выпрыгивают из воды и пролетают какое-то пространство по воздуху наподобие летучих рыб.

Если грудные ножки действуют время от времени, то задние антенны, щупики жвал и передние челюсти вибрируют беспрерывно с очень большой частотой, совершая до 600—1000 ударов ежеминутно. Их взмахи вызывают мощные круговороты воды с каждой стороны тела рачка (рис. 205, *2*). Эти токи проходят через образованный щетинками челюстей фильтрационный аппарат, и отфильтрованные взвешенные частицы проталкиваются вперед к жвалам. Жвалы размельчают пищу, после чего она поступает в кишечник.

Пищей фильтрующим Calanoida служат все организмы и их остатки, взвешенные в воде. Рачки не заглатывают только сравнительно крупные частицы, отталкивая их ногочелюстями. Основой питания Calanoida следует считать планктонные водоросли, потребляемые рачками в огромном количестве. Eurytemora hirundoides в период массового развития водоросли Nitzschia closterium поедала до 120 000 особей этих диатомовых в день, причем масса пищи достигала почти половины массы рачка. В случаях такого избыточного питания рачки не успевают усвоить все органическое вещество пищи, но все-таки продолжают ее заглатывать.

Для определения интенсивности фильтрации Calanus применялись водоросли, меченные радиоактивными изотопами углерода и фосфора. Оказалось, что один рачок за сутки пропускает через свой фильтрационный аппарат до 40 и даже до 70 $см^3$ воды, причем питается он преимущественно ночью.

Питание водорослями необходимо для многих Calanoida. Так, половые продукты Calanus finmarchicus созревают только при достаточном потреблении рачком диатомовых водорослей. Имеются и всеядные формы.

Помимо фильтраторов, среди Calanoida есть и хищные виды, большинство которых обитает на таких океанических глубинах, где планктонные водоросли не могут существовать из-за отсутствия света. Задние челюсти и ногочелюсти таких видов снабжены крепкими острыми шипами и приспособлены для схватывания жертв. Особенно интересны приспособления для добывания пищи у некоторых глубоководных видов. Винкстед наблюдал, как глубоководная Pareuchaeta неподвижно висит в воде, расставив в стороны удлиненные ногочелюсти, образующие нечто вроде капкана (рис. 206). Как только между ними оказывается жертва, ногочелюсти смыкаются, капкан захлопывается. При крайней разреженности организмов на больших океанических глубинах такой способ охоты оказывается наиболее целесообразным, так как затрата энергии на активные поиски жертв не окупается их поеданием.

С особенностями движения и питания Calanoida связана сложная проблема их суточных вертикальных миграций. Уже давно было замечено, что во всех водоемах, как пресных, так и морских, огромные массы Calanoida (и многих других планктонных животных) ночью поднимаются ближе к поверхности воды, а днем опускаются вглубь. Размах этих суточных вертикальных миграций различен не только у разных видов, но даже у одного вида в разных местах его обитания, в разные сезоны года и у разных возрастных стадий одного вида. Нередко науплиусы и младшие копеподитные стадии держатся всегда в поверхностном слое, а старшие копеподитные стадии и взрослые рачки мигрируют. В северной части Атлантического океана диапазон вертикальных миграций Calanus finmarchicus составляет 300—500 м. Такие же громадные расстояния ежесуточно преодолевают дальневосточные Metridia pacifica и M. ochotensis. В то же время другие массовые дальневосточные Calanoida — Calanus plumchrus, C. cristatus, Eucalanus bungii — мигрируют не более чем на 50—100 м. Но в целом у веслоногих рачков наблюдается предпочтение к миграциям малого размера.

Скорость передвижений рачков при их вертикальных миграциях измеряется величинами порядка 10—30 см в 1 мин. Если принять во внимание длину их тела (для Calanus finmarchicus, на-

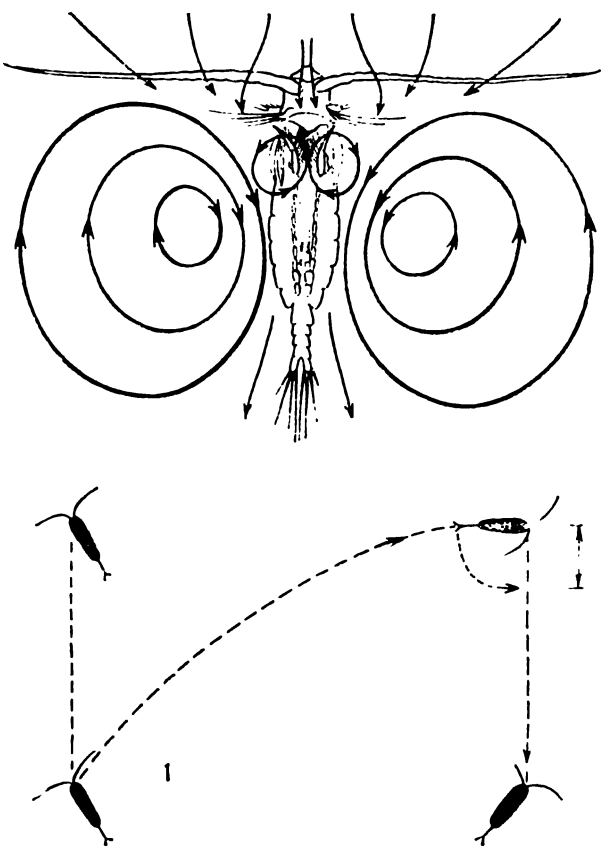


Рис. 205. Движения Calanoida:

1 — движение Diaptomus в воде; *2* — токи воды, образуемые конечностями калануса.

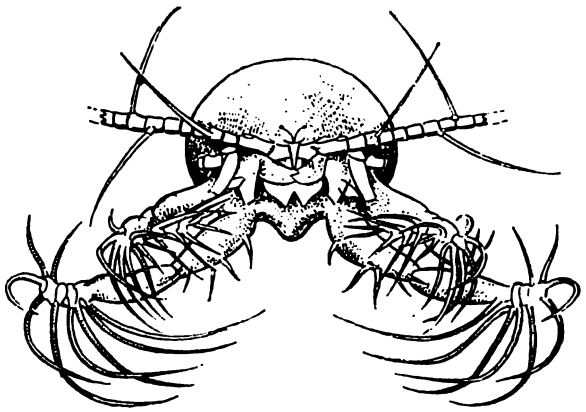


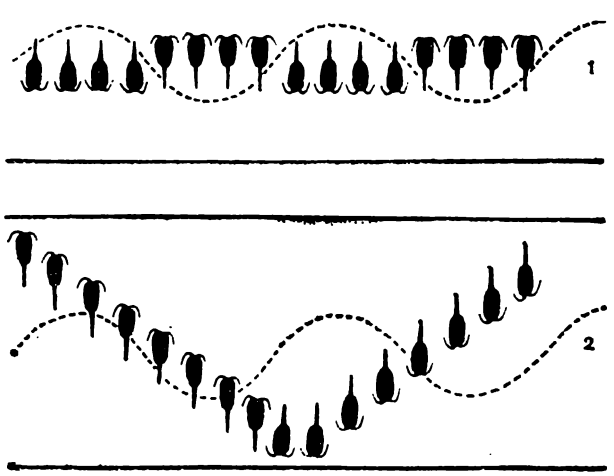
Рис. 206. Раскрытый «ловчий капкан» Pareuchaeta.

пример, около 2 мм), то такую скорость приходится считать значительной.

Не следует думать, что, совершая вертикальные миграции, все рачки одновременно двигаются в каком-нибудь определенном направлении. Английский ученый Б э й н б р и д ж опускался под воду и проводил наблюдения над мигрирующими веслоногими. Он видел, как в одном и том же слое воды часть рачков движется вверх, а другая — вниз. В зависимости от того, какое движение преобладает, перемещается вверх или вниз вся масса животных.

Совершенно очевидно, что стремление рачков подняться в поверхностные слои объясняется изобилием там планктонных водорослей, которыми питаются веслоногие-фильтраторы. Менее понятны причины, заставляющие рачков покидать эти богатые пищей слои. Многие исследователи считают, что свет вредно влияет на рачков и, избегая его, они утром начинают уходить вниз. Важное значение света подтверждается наблюдениями В. Г. Б о г о р о в а над вертикальным распределением веслоногих в Баренцевом море летом, т. е. в условиях круглосуточного освещения. Оказалось, что в это время Calanus finmarchicus неизменно находится на одной глубине, там, где условия освещения для него наиболее благоприятны. В этом районе моря в толще воды наблюдаются внутренние волны, которые должны то несколько приподнимать, то несколько опускать рачков. Очевидно, рачки активно передвигаются в противоположном направлении, так как они в течение суток не выходят за пределы определенного горизонта. Осенью, когда восстанавливается смена дня и ночи, возобновляются обычные вертикальные миграции (рис. 207). Не только солнечный, но и лунный свет заставляет рачков уходить из поверхностных слоев воды в более глубокие.

Рис. 207. Вертикальные миграции Calanus в Баренцевом море в условиях круглосуточного дня (*1*) и смены дня и ночи (*2*).



Однако далеко не во всех случаях вертикальные миграции удается связать непосредственно с действием света. Существуют наблюдения, показывающие, что рачки начинают опускаться вниз задолго до восхода солнца. Э с т е р л и содержал веслоногих рачков Acartia tonsa и A. clausi в полной темноте, и, несмотря на это, они продолжали совершать регулярные вертикальные миграции.

По мнению некоторых ученых, уход рачков утром из освещенного слоя воды следует считать защитной реакцией, помогающей избегать выедания рыбами. Доказано, что рыбы видят каждого рачка, на которого они нападают. Опустившись в глубокие темные слои воды, рачки оказываются в безопасности, а в богатых водорослями поверхностных слоях ночью рыбы их также не могут рассмотреть. Эти представления не могут объяснить многие хорошо известные факты. Например, целый ряд веслоногих рачков совершает регулярные миграции небольшой протяженности, не выходя из освещенной зоны и оставаясь, следовательно, доступными для планктоноядных рыб.

Вопрос о причинах суточных вертикальных миграций до сих пор окончательно не выяснен. В настоящее время, как считает Ю. А. Р у д я к о в, все предложенные теории механизма миграции можно разбить на 3 основные группы: 1) миграции — пассивный процесс, вызываемый периодическими изменениями скорости переноса организмов вертикальным движением воды (в свою очередь, связанными с изменениями температуры и плотности воды или с внутренними волнами); 2) миграции осуществляются благодаря периодическим изменениям скорости пассивного перемещения животных относительно воды (в связи, например, с суточными изменениями плотности организмов из-за ритма питания и переваривания пищи и т. п.); 3) миграции совершаются за счет активного движения животных.

Помимо суточных вертикальных миграций, морские веслоногие совершают и сезонные миграции. В Черном море летом температура поверхностного слоя повышается, и обитающий там Cala-

nus helgolandicus опускается приблизительно на 50 м, а зимой снова возвращается на меньшую глубину. В Баренцевом море молодые стадии C. finmarchicus весной и летом держатся в поверхностных слоях. После того как они подрастут, осенью и зимой рачки опускаются вниз, и перед весной достигающие половозрелости особи начинают подниматься к поверхности, где и отрождается новое поколение. Особенно многочисленны в поверхностных слоях рачки, находящиеся на IV—V копеподитных стадиях и известные под названием «красного калануса», так как содержат большое количество жира буровато-красного цвета. Красный калануc — излюбленная пища многих рыб, в частности сельди. Подобный характер сезонных миграций, т. е. подъем в поверхностные слои воды для размножения, обнаружен у многих других массовых видов, например у Calanus glacialis, C. helgolandicus, Eucalanus bungii и т. д. Самки этих видов нуждаются для развития половых продуктов в обильном питании водорослями, а возможно, и в освещении. Другие виды (Calanus cristatus, C. hyperboreus), наоборот, размножаются в глубоких слоях, а к поверхности поднимается только их молодь. Взрослые рачки C. cristatus совсем не питаются; у половозрелых особей даже редуцируются жвалы.

Протяженность сезонных миграций обычно бывает больше, чем суточных, и захватывает иногда несколько тысяч метров.

Представители подотряда Calanoida, насчитывающего в настоящее время 1700 видов, преимущественно морские животные. Прежние представления о широком распространении многих видов этих ракообразных оказались неправильными. В каждой части океана обитают в основном присущие только ей виды. Каждый вид морских каланид расселяется благодаря несущим рачков течениям. Так, поступающие в Полярный бассейн ответвления Северо-Атлантического течения заносят туда каланид из Атлантического океана. В северо-западной части Тихого океана в водах теплого течения Куросио обитают одни виды, а в водах холодного течения Оясио — другие. Нередко по фауне каланид удается определить происхождение тех или иных вод в определенных частях океана. Особенно резко различаются по составу фауны воды умеренных и тропических широт, причем тропическая фауна богаче видами.

Каланиды обитают на всех океанических глубинах. Среди них ясно различаются поверхностные виды и виды глубоководные, никогда не поднимающиеся в поверхностные слои воды. Наконец, существуют виды, совершающие вертикальные миграции огромного диапазона, то поднимающиеся к поверхности, то опускающиеся на глубину до 2—3 км. Такие виды М. Е. Виноградов назвал интерзональными и подчеркнул их большую роль в переносе органического вещества, вырабатываемого в поверхностной зоне, в глубины океана.

Некоторые мелководные виды каланид в умеренных водах развиваются в огромном количестве и по массе составляют преобладающую часть планктона. Например, планктон Баренцева моря приблизительно на 90% состоит из Calanus finmarchicus (табл. 49, *3*). Эти рачки характеризуются высокой питательностью: в их теле содержится 59% белков, 20% углеводов и часто более 10—15% жиров.

Многие рыбы, а также усатые киты питаются главным образом каланидами. Таковы, например, сельдь, сардина, скумбрия, анчоус, шпрот и многие другие. В желудке одной сельди было обнаружено 60 000 проглоченных ею веслоногих рачков. Из китов активно потребляют огромные массы каланид финвал, сейвал, синий кит и горбач.

Calanoida внутренних водоемов по своей биологии напоминают морские виды. Они также приурочены только к толще воды, также совершают вертикальные миграции и питаются так же, как морские фильтраторы. Они обитают в самых разнообразных водоемах. Некоторые виды, как, например, Diaptomus graciloides и D. gracilis, живут почти во всех озерах и прудах северной и средней части СССР. Другие приурочены только к Дальнему Востоку или к южной части нашей страны. Весьма интересно распространение Limnocalanus grimaldii, который населяет многие озера севера нашей страны (в том числе Онежское и Ладожское) и Скандинавии. Этот вид близок к прибрежному солоноватоводному L. macrurus, обитающему в предустьевых пространствах северных рек. Озера, населенные L. grimaldii, некогда покрывались холодным Мольдиевым морем. В Байкале в огромном количестве обитает свойственный только этому озеру рачок Epischura baicalensis, служащий основной пищей омулю. Известен единственный подземный представитель каланид — Speodiaptomus birsteini. Этот слепой рачок найден в глубоких и узких заполненных водой расселинах нижнего этажа Скельской пещеры, расположенной в Крыму, недалеко от Севастополя. За ним удалось наблюдать в аквариуме, причем оказалось, что он плавает так же, как обычные пресноводные каланиды. Остается загадкой, чем он питается, фильтруя чистую, полностью лишенную водорослей и, вероятно, очень бедную бактериями воду подземного бассейна. По-видимому, он может считаться единственным настоящим подземным планктонным животным.

Некоторые пресноводные каланиды появляются в водоемах только в определенное время года, например весной. В весенних лужах часто попадается сравнительно крупный (около 5 мм) Diaptomus amblyodon, окрашенный в яркий красный или синий цвет. Этот вид и некоторые другие широко распространенные пресноводные каланиды

способны к образованию покоящихся яиц, стойко переносящих высыхание и вымерзание и легко разносящихся ветром на далекие расстояния.

ПОДОТРЯД ЦИКЛОПЫ (CYCLOPOIDA)

Другой подотряд веслоногих ракообразных — Cyclopoida — наибольшим числом видов представлен в пресных водах.

Пресноводные циклопы живут во всевозможных водоемах, от мелких луж до крупных озер, причем нередко встречаются в очень большом количестве экземпляров. Основной зоной их обитания служит прибрежная полоса с зарослями водных растений. При этом во многих озерах к зарослям определенных растений приурочены определенные виды циклопов. Например, для Валдайского озера в Ивановской области описано 6 группировок растений с соответствующими им группировками видов циклопов.

Сравнительно немногие виды могут считаться настоящими планктонными животными. Некоторые из них, принадлежащие преимущественно к роду Mesocyclops, постоянно обитают в поверхностных слоях воды, другие (Cyclops strenuus и другие виды того же рода) совершают регулярные суточные миграции, опускаясь днем на значительную глубину.

Плавают циклопы несколько иначе, чем каланиды. Одновременно взмахивая четырьмя парами грудных ножек (пятая пара редуцирована), рачок делает резкий прыжок вперед, вверх или вбок, а затем при помощи передних антенн может некоторое время парить в воде. Поскольку центр тяжести его тела смещен вперед, во время парения его передний конец наклоняется и тело может принять вертикальное положение, причем погружение замедляется. Новый взмах ножками позволяет циклопу подняться. Эти взмахи молниеносны — они занимают $^1/_{60}$ с.

Много занимавшийся биологией циклопов Л. И с а е в описывает их движения следующим образом: «Передвигаясь ритмическими скачками, циклоп может хорошо держаться на одном уровне, подниматься вверх и опускаться вниз под углами различной крутизны. Циклоп может плавать с одинаковой легкостью, перевернувшись на спину. Циклоп хорошо описывает дуги, делает мертвые петли, одинарные и множественные, прямые и обратные. Циклоп может делать поворот под углом 90°, вращаться вокруг оси не только со снижением, напоминающим витки «штопора» самолета, но и с поднятием вверх. Циклоп может скользить на антенне, делать через нее переворот, пикировать вниз головой под углом в 90° и скользить на хвост. Характер «фигур», выполняемых циклопом, очень сходен с фигурами высшего пилотажа. Обладание фигурами высшего пилотажа, необходимыми для самолетов-истребителей, несомненно облегчает циклопу — активному хищнику — возможность обеспечить себе существование охотой за водными обитателями, служащими ему пищей».

Большинство циклопов хищники, но среди них есть и растительноядные виды. Такие обычные, широко распространенные виды, как Macrocyclops albidus, M. fuscus, Acanthocyclops viridis и многие другие, быстро плавают над дном или среди зарослей в поисках добычи. При помощи антенн на очень коротком расстоянии они чуют мелких олигохет и хирономид, которых хватают вооруженными шипами передними челюстями. В передаче пищи жвалам участвуют задние челюсти и ногочелюсти. Жвалы совершают быстрые режущие движения в течение 3—4 с, за которыми следует минутная пауза. Циклопы могут поедать олигохет и хирономид более крупных, чем они сами. Скорость поедания жертв зависит от их размеров и от твердости их покровов. Для размельчения и заглатывания мотыля длиной 2 мм требуется 9 мин, а личинка длиной 3 мм уничтожается уже в течение получаса. Более нежный, хотя и более длинный (4 мм) малощетинковый червь Nais поедается всего за 3,5 мин.

Хищные циклопы нападают не только на таких малоподвижных животных, как сидящие на дне или на растениях олигохеты и мотыли, но и на плавающих в воде других рачков, в том числе и на себе подобных, а также на коловраток и т. д. Они охотно заглатывают и личинок паразитических червей — корацидиев широкого лентеца и личинок ришты (см. том 1) — и становятся, таким образом, промежуточными хозяевами этих паразитов человека. Неоднократно наблюдалось нападение циклопов на икринки и даже личинок рыб.

Растительноядные циклопы, в частности обычные Eucyclops macrurus и E. macruroides, питаются главным образом зелеными нитчатыми водорослями (Scenedesmus, Micractinium), захватывая их приблизительно так же, как хищные захватывают червей и мотылей; кроме того, используются различные диатомовые, перидиниевые и даже синезеленые водоросли. Многие виды могут поедать только относительно крупные водоросли. Mesocyclops leuckarti быстро набивает себе кишечник колониями Pandorina (диаметр колонии 50—75 мкм) и почти совсем не заглатывает мелких Chlamydomonas.

Пресноводные циклопы распространены очень широко. Некоторые виды встречаются почти повсеместно. Этому способствуют прежде всего приспособления к перенесению неблагоприятных условий, в частности способность рачков переносить высыхание водоемов и в виде цист пассивно расселяться по воздуху. Кожные железы многих циклопов выделяют секрет, обволакивающий тело рачка, часто вместе с яйцевыми мешками, и обра-

зующий нечто вроде кокона. В таком виде рачки могут подвергаться высыханию и вмерзанию в лед, не теряя жизнеспособности. В опытах К а м е р е р а циклопы быстро выводились при размачивании сухого ила, сохранявшегося около 3 лет. Поэтому нет ничего удивительного в появлении циклопов в весенних лужах, возникающих при таянии снега, в только что залитых рыбоводных прудах и т. д.

Второй причиной широкого распространения многих видов циклопов следует считать стойкость рачков, находящихся в активном состоянии, по отношению к недостатку кислорода в воде, кислой ее реакции и многим другим факторам, неблагоприятным для остальных пресноводных животных. Cyclops strenuus в течение нескольких дней может жить не только при отсутствии кислорода, но даже в присутствии сероводорода. Некоторые другие виды также хорошо переносят неблагоприятный газовый режим. Многие циклопы превосходно существуют в воде с кислой реакцией, при высоком содержании гуминовых веществ и крайней бедности солей, например в водоемах, связанных с верховыми (сфагновыми) болотами.

Тем не менее известны виды и даже роды циклопов, ограниченные в распространении какими-нибудь определенными, в частности температурными и солевыми, условиями. Например, род Ochridocyclops обитает только в озере Охрид в Югославии, род Bryocyclops — в Юго-Восточной Азии и в экваториальной Африке. К последнему роду близок исключительно подземный род Speocyclops, виды которого найдены в пещерах и грунтовых водах Южной Европы, Закавказья, Крыма и Японии. Эти слепые мелкие рачки считаются остатками некогда более широко распространенной теплолюбивой фауны.

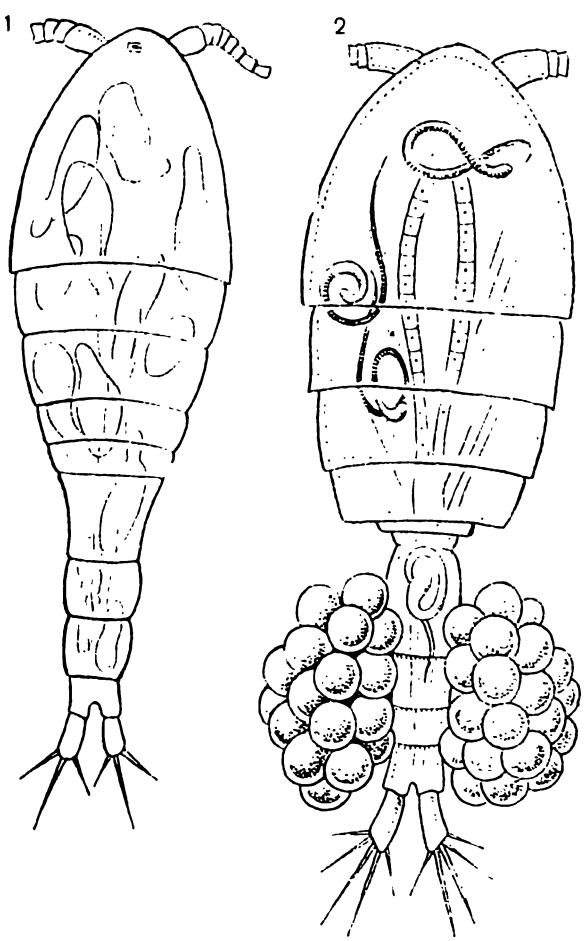
Некоторые циклопы приспособились к жизни в солоноватых и даже в очень соленых водоемах. Род Halicyclops, например, весьма обычен в Каспийском море и не встречается в пресной воде. Microcyclops dengizicus широко распространен только в солоноватых и соленых водоемах зоны пустынь (Ирак, Индия, о. Гаити, Египет, Калифорния, в СССР — в Карагандинской области, в Муганской степи) и прекрасно живет даже при солености, превосходящей морскую (до 41‰). Многие обычные пресноводные виды могут существовать и в солоноватой воде, как, например, Mesocyclops leuckarti в Финском и Ботническом заливах.

Значение циклопов в жизни наших внутренних водоемов очень велико. С одной стороны, они служат пищей многим рыбам и их молоди, но, с другой стороны, выступают в качестве конкурентов тех же самых рыб, поедая множество мелких животных, как планктонных, так и донных. Не следует забывать и о том, что циклопы способствуют заражению человека некоторыми паразитическими червями, в первую очередь широким лентецом (Diphyllobothrium latum) и риштой (Dracunculus medinensis). Циклопы заглатывают плавающих в воде личинок этих червей. Корацидий широкого лентеца, попав в циклопа, сбрасывает мерцательный покров, проникает из кишечника в полость тела рачка и превращается там в стадию процеркоида. Если такой циклоп будет проглочен рыбой, процеркоид перейдет в стадию плевроцеркоида, а затем, при поедании рыбы человеком, кошкой и другими млекопитающими, из плевроцеркоида возникнет взрослый червь, часто вызывающий тяжелое малокровие. Личинки риштьі, проглоченные циклопами, также проникают в полость их тела и остаются там в течение 1—1,5 месяцев. При питье сырой воды человек проглатывает циклопов и заражается риштой.

Морские представители подотряда Cyclopoida менее разнообразны, чем пресноводные. Среди них обычны и нередко многочисленны в морском планктоне виды рода Oithona. Очень характерны и крупные (до 8 мм) уплощенные виды рода Sapphirina, поверхность тела которых отливает

Рис. 208. Циклопы — промежуточные хозяева паразитов человека:

1 — Paracyclops с процеркоидами лентеца широкого в полости тела; *2* — Mesocyclops с личинками риштьі в полости тела.



ярким синим, золотистым или темно-красным цветом (табл. 49, *1*). Любопытно, что окраска этих видов структурная и обусловлена не наличием пигмента, а интерференцией света в тонких пластинках гуанина клеток эпидермиса (сходство с окраской тропических бабочек, см. том 3). Другой близкий морской род — Oncaea (табл. 49, *4*) — обладает железами, выделяющими светящийся секрет, и нередко, совместно с другими организмами, вызывает свечение моря.

ПОДОТРЯД ГАРПАКТИЦИДЫ (HARPACTICOIDA)

Представители подотряда Harpacticoida — большей частью очень мелкие рачки, имеющие вытянутое тело более или менее цилиндрической формы, реже уплощенной. Они чрезвычайно разнообразны как в морских, так и в пресных водах, некоторые виды живут во влажном мху. Известны виды, минирующие растения, например Dactylopusioides macrolabris, науплиусы которого внедряются в эпидермис бурых и красных водорослей, образуя галлы.

Большинство гарпактицид ползает по дну и донным растениям. Лишь единичные виды способны продолжительное время плавать и входят в состав морского планктона (Microsetella). Гораздо более характерны целые группы родов и видов гарпактицид, приспособившиеся к обитанию в особых, необычных условиях, в частности в капиллярных ходах между песчинками морских пляжей и в подземных пресных водах.

Зоологи применяют очень простой прием, позволяющий изучать население капиллярных ходов морского песка. На пляже, выше уровня моря, выкапывается яма. В ней постепенно накапливается вода, заполняющая капилляры песка. Эту воду фильтруют через планктонную сеть и таким образом добывают представителей своеобразной фауны, получившей название интерстициальной.

Гарпактициды составляют заметную часть этой фауны и часто показывают численность, на 2 порядка превышающую численность представителей макробентоса. Распространены они очень широко и обнаружены всюду, где проводились соответствующие исследования. Огромен и диапазон вертикального распределения морских гарпактицид — от литоральной зоны до глубины 10 002 м.

За последние годы описано очень много новых видов, но поскольку интерстициальная фауна изучена еще недостаточно, специалисты считают, что число видов гарпактицид, известных в настоящее время, в недалеком будущем несомненно увеличится в несколько раз.

Большинство интерстициальных гарпактицид принадлежит к особым, обитающим только в таких условиях родам, отличающимся необыкновенно тонким и длинным телом (рис. 209), позволяющим рачкам двигаться в узких капиллярных ходах. Этим видам, подобно другим представителям интерстициальной фауны, свойственны малые размеры тела, высокая численность, быстрый темп размножения и необычайно короткие жизненные циклы.

Гарпактициды пресных подземных вод представлены рядом специализированных родов — Parastenocaris, Elaphoidella, Ceuthonectes и других, частично очень широко распространенных, частично имеющих узкие и разорванные ареалы. Например, два вида рода Ceuthonectes обитают только в пещерах Закавказья, Югославии, Румынии, Италии и Южной Франции. Эти удаленные друг от друга местонахождения считаются остатками некогда гораздо более обширной области распространения древнего рода. В некоторых случаях можно допускать тропическое происхождение подземных гарпактицид Европы. Среди многочисленных видов рода Elaphoidella есть как тропические, так и европейские виды. Первые обитают в наземных, вторые (за единичными исключениями) в подземных водах. По всей вероятности, под землей сохранились остатки древней тропической фауны, погибшей на поверхности земли под влиянием климатических изменений. В тропических наземных водоемах некоторые гарпактициды приспособлены к условиям существования, напоминающим условия жизни в подземных водах. Известны тропические виды Elaphoidella, живущие в своеобразных микроводоемах, образующихся в пазухах листьев водных растений из семейства Bromeliaceae. В таких же условиях живет тропическая Viguierella cocca, обнаруженная на этих растениях в ботанических садах почти всех стран.

Чрезвычайно богата видами гарпактицид своеобразная фауна Байкала. Она состоит из 43 видов, из которых 38 эндемичны для этого озера. Особенно много этих рачков в прибрежной части Байкала, на камнях и водных растениях, а также на растущих здесь губках. По-видимому, они питаются за счет губок и в свою очередь становятся жертвами также ползающего по губкам бокоплава Brandtia parasitica.

Некоторые виды гарпактицид приурочены только к водоемам, очень бедным солями, характеризующимся повышенной кислотностью, т. е. связанным с верховыми, сфагновыми, болотами. Таков, например, Arcticocamptus arcticus, биология которого подробно изучена Е. В. Боруцким.

A. arcticus широко распространен на севере Европы, от Большеземельской тундры до Скандинавии, на западном побережье Гренландии, на Новой Земле. Кроме того, он найден в Альпах и в нескольких пунктах средней полосы европейской части СССР, в том числе в Косино под Москвой, в Звенигороде, под Ярославлем и т. д.

Повсюду он обитает в водоемах, связанных со сфагновыми болотами.

Из многочисленных водоемов, расположенных близ Косина, рачок живет только в двух болотах и в Святом озере, лежащем среди сфагнового торфяника. Очевидно, условия существования в других разнообразных соседних водоемах неблагоприятны для A. arcticus. При этом даже в немногих населенных им водоемах рачок в активном состоянии существует только в течение $1^1/_2$ —2 месяцев весной, остальную часть года, т. е. 10—$10^1/_2$ месяцев, он проводит в стадии покоящегося яйца.

Жизненный цикл A. arcticus тесно связан с изменениями растительного покрова болота. Е. В. Боруцкий пишет: «Как только с первыми весенними теплыми лучами рыхлый снег начинает таять и на поверхности болота образуются лужи — все животные, проведшие суровую зиму в тех или других стадиях в ледяном заключении, начинают реагировать на первые весенние лучи. A. arcticus одним из первых выходит из состояния анабиоза и появляется в водоеме. Уже в небольших лужах, еще среди снега, там, где поверхностные слои сфагнума оттаяли, можно найти его личинок, медленно и неуклюже передвигающихся среди листочков мха в поисках пищи. Личинки — на первой науплиальной стадии и, очевидно, только что вылупившиеся из яйца. С каждым днем науплиус крепнет, движения его становятся более уверенными и быстрыми, наконец, наступает момент первой линьки — он меняет старую узкую оболочку на новую, более просторную. За первой линькой следует вторая, третья и т. д., и вот спустя две-три недели мы уже встречаем взрослые экземпляры или личинок на последней копеподитной стадии. Но они уже не пользуются тем простором, который имели в своем раннем личиночном состоянии: вместо обширных луж, полных воды, в которых они свободно переплывали с одного сфагнового кустика на другой, теперь только влажный мох и незначительное количество воды. Вместо жалких голых ветвей теперь нежные розовые цветы кассандры и клюквы, белые чашечки андромеды и шапки цветущего багульника. Болото изменилось — яркий зеленый сфагновый ковер пестрит розовыми и белыми пятнами цветов. И это изменение картины болота как нельзя лучше совпадает с определенным моментом в биологии A. arcticus, именно с периодом копуляции. В продолжение нескольких дней мы встречаем почти исключительно копулирующие пары. Но эти цветы — роковые для A. arcticus: с постепенным увяданием их наблюдается постепенное уменьшение численности рачков, копуляция встречается все реже и реже, чаще попадаются самки с яйцевыми мешками и, наконец, к середине или к концу июня A. arcticus совсем исчезает из водоема, и лишь только запоздалые экземпляры встречаются в незначительном количестве в июле или в начале августа».

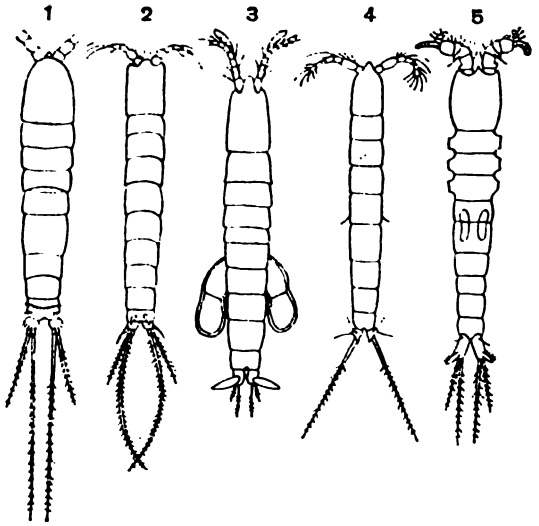


Рис. 209. Характерные интерстициальные гарпактициды *1* — Nitocra chelifer; *2* — Arenosetella spinicauda; *3* — Goffinella stylifer; *4* — Paraleptotastacus brevicaudatus; *5* — Emertonia gracilis.

Рачок оставляет в водоеме яйцевые мешки, имеющие форму двух соединенных вместе шаров, покрытых общей «мешковой» оболочкой, осуществляющей механическую защиту яиц, а также защищающей их от высыхания. Кроме того, каждое яйцо имеет свою более тонкую прозрачную оболочку. Она непроницаема как для солей, так и для воды. К осени в каждом яйце формируется науплиус, причем науплиусы двух соединенных яиц всегда направлены передними концами в противоположные стороны. Науплиусы одеты еще одной очень тонкой и эластичной внутренней оболочкой, снабженной различными тяжами и нитями. Эта оболочка проницаема для воды, но не для солей.

Когда наступает время вылупления науплиусов, т. е. в период весеннего таяния льда, в мешковой оболочке с одной стороны образуется трещина, через которую начинает выпячиваться эластичная внутренняя оболочка. Сначала этот процесс идет очень медленно, но после того, как около половины окруженной оболочкой личинки окажется снаружи, происходит резкий толчок и личинка, заключенная в полый шар, как бы «выстреливает» из яйцевого мешка и отскакивает в сторону или задерживается за края щели придатками эластичной оболочки. Замечательно, что сам науплиус при этом остается почти все время совершенно пассивным. Только в самом начале процесса вылупления науплиус производит несколько довольно слабых движений, приводящих, по-видимому, к разрыву яйцевой оболочки. Основную роль здесь играет полупроницаемая эластичная оболочка, через которую диффундирует вода, вызывающая ее разбухание, что сначала заставляет

лопнуть мешковую оболочку, а затем выпятиться из нее окруженному эластичной оболочкой науплиусу. Тяжи и нити этой оболочки действуют как пружины, причем расположены они таким образом, что науплиус внутри образованного оболочкой полого шара всегда выходит головным концом вперед. За первым науплиусом через ту же щель в мешковой оболочке выпячивается таким же способом второй, или оба «выстреливают» одновременно. Первым толчком к разбуханию эластичной оболочки служит, по-видимому, разрыв науплиусом яйцевой оболочки (рис. 210).

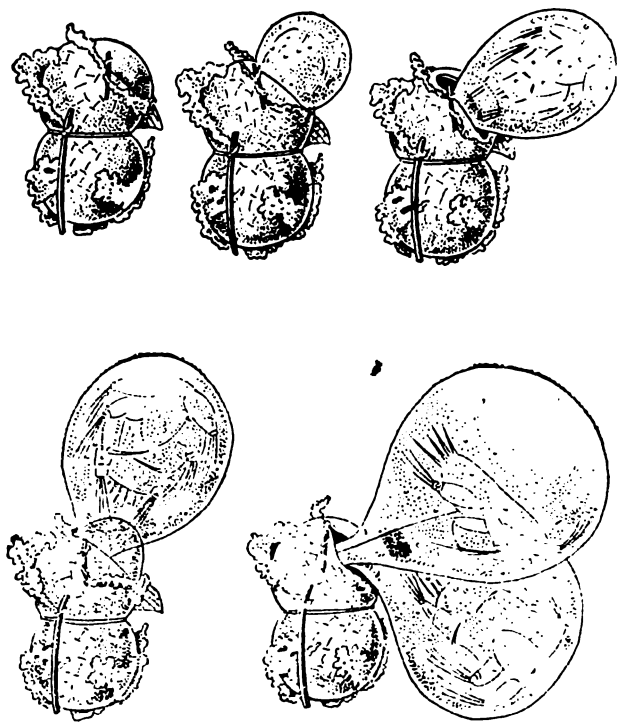
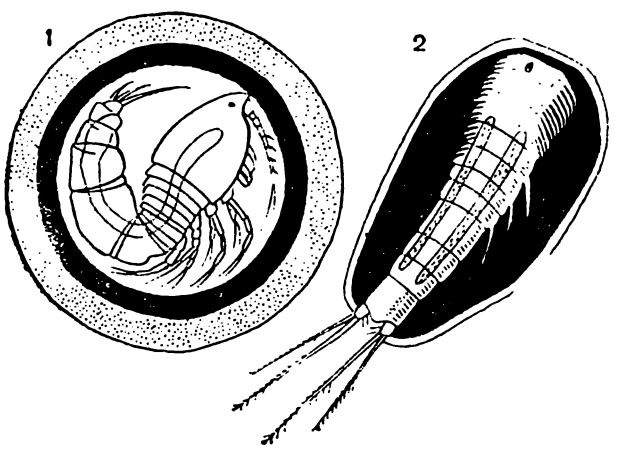


Рис. 210. Стадии вылупления науплиуса Arcticocamptus arcticus из яйца.

Рис. 211. Цисты гарпактицид:
1 — Canthocamptus staphylinus; *2* — Attheyella wulmeri.



Только через некоторое время новорожденный науплиус, находящийся внутри полностью раздутой, принявшей шаровидную форму эластичной оболочки, начинает двигаться и пытается ее разорвать. Это удается ему не сразу, после чего оболочка спадается и личинка оказывается на свободе. Утомленная тяжелой работой, она сначала почти не способна быстро передвигаться, но это ей и не нужно, так как она находит достаточное количество пищи на поверхности только что покинутой мешковой оболочки, которая обычно за многомесячное пребывание в водоеме обрастает водорослями и покрывается частицами детрита.

При помещении яиц A. arcticus в воду неблагоприятных для его существования водоемов науплиусы внутри яиц развивались нормально, но их вылупления не происходило. Специально поставленными опытами Е. В. Боруцкий доказал, что при сравнительно высоком содержании солей в воде не происходит диффузии воды через эластичную внутреннюю оболочку и она не разбухает. Если вода не имеет кислой реакции, яйцевая оболочка частично не растворяется и не размягчается, что также исключает возможность вылупления науплиуса. Таким образом, обе эти оболочки препятствуют вылуплению науплиуса при попадании яйца в неблагоприятные для рачка условия, обрекающие его на гибель. Действительно, личиночные стадии и взрослые рачки погибали в воде низовых (несфагновых) болот, а также других водоемов, содержащей обычное количество солей и имеющей нейтральную или щелочную реакцию. Все это делает понятным строгую приуроченность A. arcticus к верховым, сфагновым, болотам с их специфическим гидрохимическим режимом.

Если A. arcticus в активном состоянии существует весной, то некоторые другие виды пресноводных гарпактицид встречаются только зимой или только летом. При этом известны виды, проводящие период покоя не в стадии покоящегося яйца, как A. arcticus, а в стадии цист, несколько напоминающих описанные выше цисты циклопов. У Canthocamptus staphylinus такие цисты округлые, у Attheyella wulmeri и A. northumbrica они овальные, причем фуркальные щетинки рачка торчат из оболочки (рис. 211).

Среди пресноводных гарпактицид есть виды, способные к партеногенетическому размножению, не свойственному всем остальным веслоногим ракообразным. У широко распространенной в Европе Elaphoidella bidens самцы вообще неизвестны, а в условиях эксперимента у этого вида удалось получить 5 поколений партеногенетических самок. К партеногенетическому размножению оказался способным и Epactophanes richardi, хотя в естественных условиях он представлен как самками, так и самцами и размножается обычным половым путем. По-видимому, и некоторые

другие виды гарпактицид могут размножаться партеногенетически.

Практическое значение гарпактицид несравненно меньше, чем каланид и циклопов. В некоторых водоемах они составляют заметную часть пищи рыб, в особенности их молоди.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ВЕСЛОНОГИЕ

В противовес бытующему представлению о веслоногих рачках как о планктонных фильтраторах или собирателях детрита с поверхности грунта, большинство видов отряда ведет паразитический образ жизни. Паразитические веслоногие прикрепляются к самым разным рыбам, а также ко многим морским беспозвоночным — сифонофорам, кораллам, моллюскам, полихетам, эхиуридам, иглокожим и к некоторым другим. Как правило, каждый вид паразита паразитирует на определенном виде хозяина, однако есть и менее разборчивые, способные использовать разные виды рыб.

Большинство паразитических веслоногих представляет собой эктопаразитов. Они поселяются на наружных покровах, на жабрах, на глазах, реже в ротовой полости рыб. Среди паразитов морских беспозвоночных много эндопаразитов. Так, Monstrillidae живут в кровеносных сосудах полихет. Mytilicola — в кишечнике моллюсков, несколько родов — в кишечнике иглокожих.

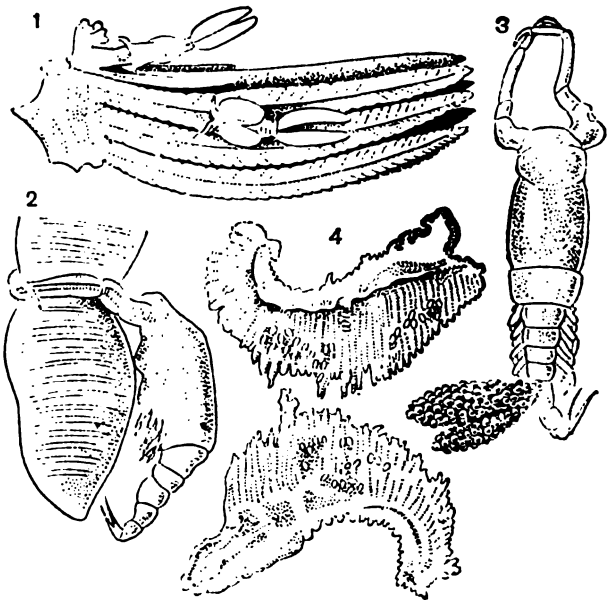
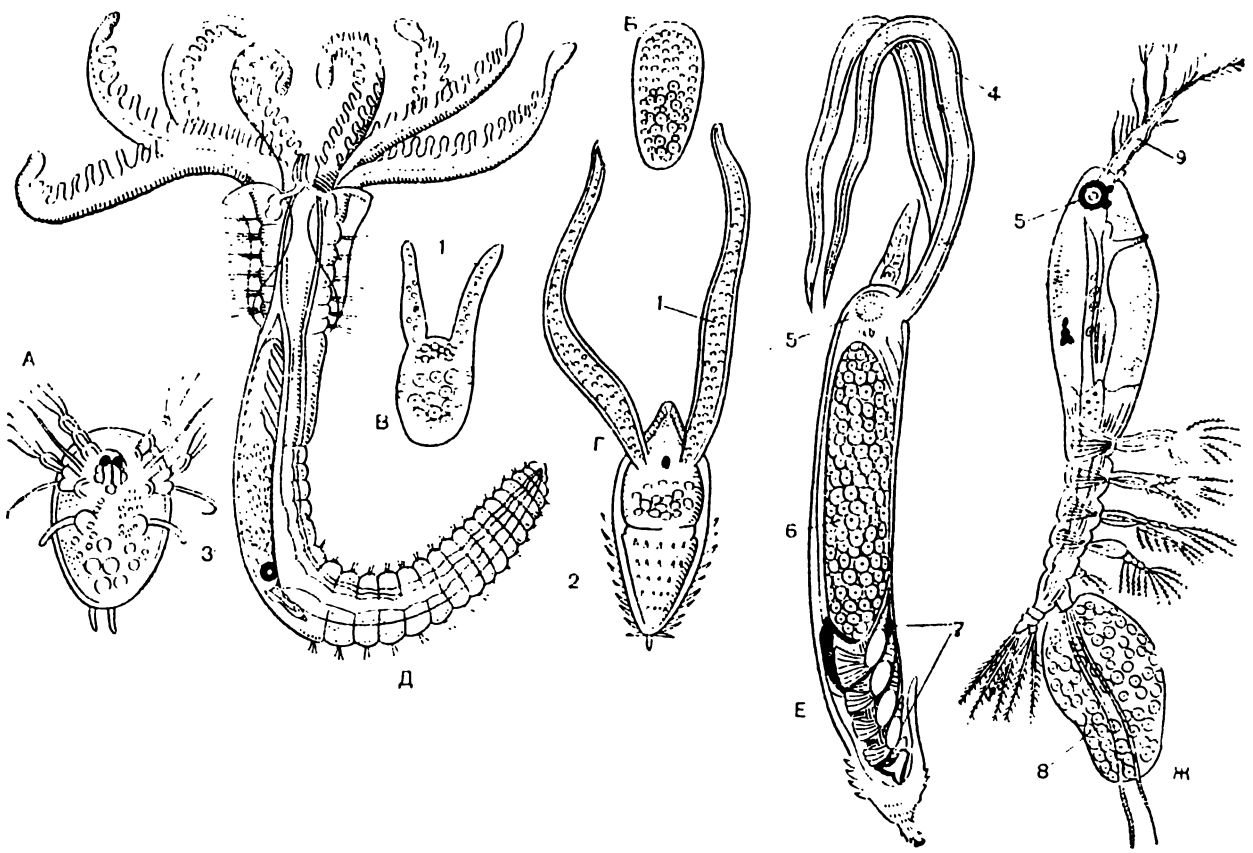


Рис. 212. Ergasilus sieboldi:
1 — рачок на жабре линя; *2* — рачок на жаберном лепестке; *3* — то же, вид сверху; *4* — жабры линя, пораженные Ergasilus.

Рис. 213. Развитие Haemocera danae (сем. Monstrillidae):
А — свободноплавающий науплиус; *Б* — науплиус после проникновения в червя; *В, Г* — две стадии зародыша в кровеносном сосуде червя; *Д* — многощетинковый червь Salmacina danae с почти взрослой самкой рачка в спинном кровеносном сосуде; *Е* — самка на кровеносного сосуда Salmacina; *Ж* — свободноплавающая самка; *1* — отростки зародыша; *2* — шипы на заднем конце его тела; *3* — самка; *4* — всасывающие пищу отростки самки; *5* — глаз; *6* — яичник; *7* — зачатки грудных ног; *8* — яйцевой мешок; *9* — передняя антенна.



Паразитические Cyclopoida отличаются от свободноживущих прежде всего строением головных придатков. Задние антенны крючковидные, приспособленные для прикрепления к хозяину. Жвалы, если есть, не бывают жующего типа, другие ротовые части также видоизменены или отсутствуют. Тело некоторых видов сегментировано так же, как у свободноживущих, но у других сегментация в той или иной степени исчезает. У таких специализированных видов редуцируются и грудные ножки. К этому подотряду относится большое количество паразитов пресноводных и морских рыб, а также морских беспозвоночных.

Одними из самых обычных паразитов как пресноводных, так и морских рыб можно считать представителей рода Ergasilus, прикрепляющихся к жабрам линей, щук и многих других рыб. Нередко к одной рыбе прикрепляется по нескольку десятков, а иногда даже до 3000 рачков, что приводит ее к гибели. Замечено, что, чем старше рыба, тем больше рачков на ней паразитирует. Рачки охватывают жаберные стебельки своими крючковидными задними антеннами, при смыкании образующими кольцо, на котором паразит, по выражению В. А. Догеля, болтается, как замок на скобе (рис. 212, *3*). Постепенно эпителий жабр разрушается. Вышедшие из яиц личинки Ergasilus ведут свободный образ жизни. Через $2—2^1/_2$ месяца рачки достигают половозрелости и спариваются. Оплодотворенные самки активно двигаются против течения. Это помогает им оседать на жабры рыб, поскольку из-под жаберной крышки направляется ток воды.

Таким же путем жабры рыб поражаются глохидиями перловиц (см. выше). Интересно, что между эргазилидами и глохидиями существует антагонизм: одни вытесняют других и совместно на жабрах одной рыбы не встречаются.

Если эргазилиды паразитируют во взрослом состоянии и ведут свободный образ жизни на ранних стадиях развития, то представители семейства Monstrillidae, паразитирующие в морских многощетинковых червях, имеют совсем другой жизненный цикл. Взрослые рачки оживленно плавают подобно обычным свободноживущим веслоногим. Замечательно, однако, что они лишены кишечника и совсем не питаются. Из яиц этих самок выходят также свободноплавающие науплиусы, как и взрослые, лишенные кишечника. Науплиусы отыскивают определенные виды полихет (из родов Polydora, Salmacina и др.) и внедряются в них, проникая в спинной кровеносный сосуд. Здесь науплиус линяет, превращаясь в многоклеточное овальное тельце. Впоследствии у этого зародыша на переднем конце вырастают два длинных придатка, служащих для всасывания пищи. Зародыш линяет еще раз и преобразуется в длинное колбасовидное тело, внутри которого формируется взрослый рачок с хорошо развитыми половыми органами. Он прорывает стенку кровеносного сосуда и покровы хозяина и приступает к активному существованию (рис. 213).

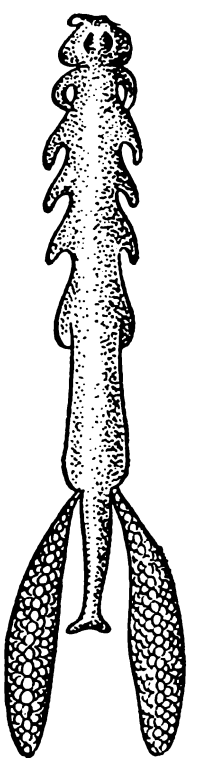


Рис. 214. Самка Mytilicola.

Из паразитов беспозвоночных наибольшее хозяйственное значение имеет Mytilicola (рис. 214). Взрослые самки рачка достигают длины 8 мм и живут в кишечнике мидий и устриц. Тело паразита вытянутое, червеобразное, но следы сегментации сохраняются; грудные ножки редуцированы. Науплиусы и метанауплиусы живут свободно, первая копеподитная личинка внедряется в кишечник моллюсков и превращается там во взрослого рачка. Заражение Mytilicola вызывает массовую гибель мидий. Запасы этих промысловых моллюсков у берегов Нидерландов в результате заражения рачками в 1949 и 1950 гг. уменьшились в 10 раз.

Представители подотряда Caligoida характеризуются расширенным, сплющенным в спинно-брюшном направлении телом, сегментация грудного отдела в той или иной степени утеряна, самки имеют очень крупный передний брюшной (генитальный) сегмент, к которому прикрепляются два яйцевых мешка, ротовые придатки образуют хоботок, позволяющий высасывать кровь хозяина. Самки и самцы мало различаются по величине и по строению.

Эти рачки паразитируют главным образом на рыбах, как морских, так и пресноводных, но род Archicaligus живет на замечательном головоногом моллюске Nautilus. Взрослые особи могут на некоторое время покидать хозяина, плавать, а затем садиться на другого. Науплиусы ведут свободное существование. Личинка на копеподитной стадии снабжена специальной лобной нитью, при помощи которой она прикрепляется к хозяину. После этого она переходит в стадию куколки, помещающейся в кутикулярной оболочке предыдущей стадии, неподвижной и непитающейся. Куколка линяет и превращается в также прикрепленную последнюю личиночную стадию — халимус, которая преобразуется, наконец, во взрослого рачка (рис. 215, *Б*).

Некоторые калигиды, будучи сами паразитами рыб, подвергаются нападению других паразитов. Так, на Lepeophtheirus, живущем на многих морских рыбах, паразитируют плоские черви Udonella и инфузории Conidophrys, выступающие в качестве «сверхпаразитов», т. е. паразитов паразита (рис. 215, *А*).

Подотряд Lernaeoida объединяет наиболее сильно видоизмененных под влиянием паразитизма рачков. Взрослые половозрелые самки обычно имеют червеобразное тело без всяких следов сегментации или даже разделения на отделы тела, с выростами на переднем конце, погруженными в кожу хозяина, и с двумя яйцевыми мешками на заднем конце. Самцы гораздо мельче самок и по строению напоминают копеподитные стадии. Рачки паразитируют на рыбах, реже на амфибиях и китах. Некоторые из них достигают очень крупных размеров: паразит китов Penella balaenoptera длиною 32 см может считаться крупнейшим представителем веслоногих. Он погружен в наружные покровы китов на 5—7 см.

Развитие этих рачков обычно укорочено. Стадии науплиуса и метанауплиуса они проходят в яйце. Из него вылупляется свободная копеподитная личинка, достигающая половозрелости. Вскоре происходит копуляция, после которой самцы умирают. Молодые самки семейства Lernaeidae сначала паразитируют на одних рыбах, например на камбаловых, а затем переходят на тресковых, теряя следы сегментации, конечности и превращаясь в червеобразные существа (рис. 216). Первым хозяином гигантской Penella служат головоногие моллюски, а вторым — киты. У представителей другого обширного семейства этого подотряда — Lernaeopodidae — смены хозяев не происходит и копеподитная личинка совершает метаморфоз на одном хозяине.

Лернеиды нередко вызывают гибель пораженных ими рыб, как морских, так и пресноводных. Они вредят лососевым рыбам, разрушая их жабры, описаны случаи смерти морских рыб, вызванной этими рачками. Глубоко внедряясь в тело рыб, некоторые из лернеид достигают сердца и печени своих хозяев, другие вызывают образование кровоточащих ран на поверхности тела хозяина. Кроме того, питаясь кровью рыб, эти паразиты сильно их истощают.

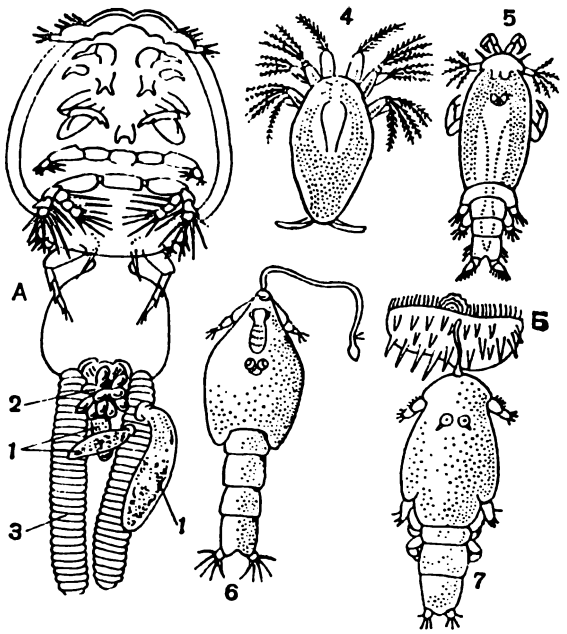
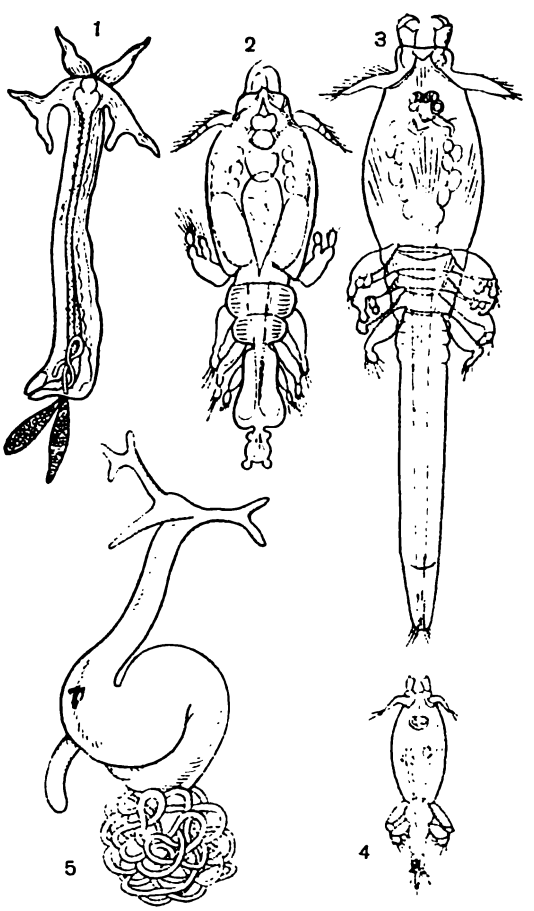


Рис. 215. Калигоидные рачки:
А — Lepeophtheirus с гиперпаразитами — Udonella (*1*) и Conidophrys (*2*); *3* — яйцевой мешок рачка; *Б* — личиночные стадии Caligus; *4* — науплиус; *5* — копеподитная личинка; *6* — куколка; *7* — халимус.

Рис. 216. Стадии развития Lernaeocera branchialis:
1 — взрослая самка с еще недоразвитыми яйцевыми мешками; *2* — самец с жабр камбалы; *3* — неоплодотворенная самка; *4* — копеподитная свободноплавающая личинка; *5* — взрослая самка с развитыми яйцевыми мешками с жабр трески.



ОТРЯД КАРПОЕДЫ, ИЛИ КАРПОВЫЕ ВШИ (BRANCHIURA)

На пресноводных рыбах паразитируют не только веслоногие ракообразные. Нередко на поверхности их тела, особенно там, где кожа тоньше и не так сильны токи омывающей рыбу воды, т. е. за жаберными крышками и за грудными плавниками, можно найти очень плоских рачков длиной 0,5—30 мм, прикрепленных к коже рыбы присосками и жадно сосущих ее кровь.

В отличие от веслоногих, их нельзя считать постоянными паразитами: насытившись, карпоеды оставляют рыбу и с огромной скоростью уплывают прочь. Карпоеды живут не только в пресных водах, но и в море. Всего известно примерно 130

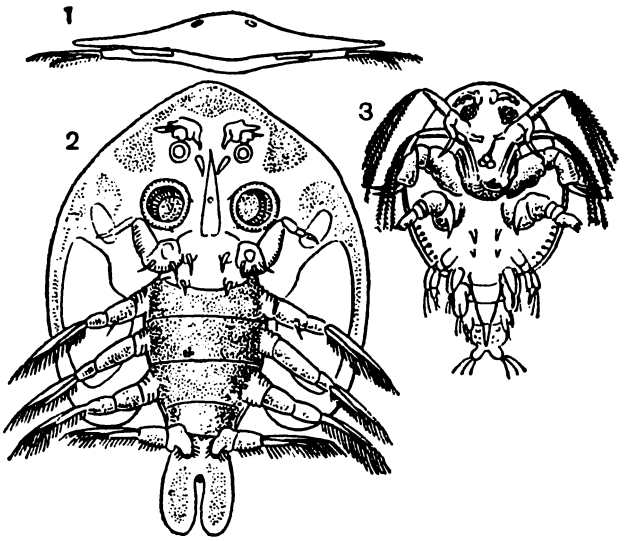


Рис. 217. Карпоеды:

1, 2 — Argulus foliaceus, вид спереди (*1*) и снизу (*2*); *3* — вышедшая из яйца молодая особь Argulus japonicus.

видов карпоедов. По строению эти рачки довольно резко отличаются от веслоногих (рис. 217). Их плоское тело явственно подразделяется на два отдела — передний и задний. Передний отдел сверху покрыт широким щитом — карапаксом, на спинной поверхности которого расположена пара крупных фасеточных глаз, а между ними 1—3 простых науплиальных глазка. Частично этот щит покрывает и передний из четырех относящихся к заднему отделу тела свободных грудных сегментов, снабженных каждый парой двуветвистых плавательных ножек.

Тело заканчивается укороченным брюшным отделом, сливающимся с широкими фуркальными ветвями.

Придатки переднего отдела приспособлены к паразитическому существованию, а придатки заднего отдела — к плаванию. Обе пары антенн очень короткие. Жвалы образуют направленный назад хоботок, вводимый в покровы рыб и служащий для сосания их крови. По направлению вперед от него отходит острый шип, также помогающий рачку удерживаться на коже рыб. По бокам от хоботка расположены мощные присоски, представляющие собой очень сильно измененные передние челюсти. Задние челюсти одноветвистые и служат для прикрепления к хозяину. Четыре пары грудных ножек несут многочисленные перистые щетинки и совершают сильные взмахи, благодаря которым рачок может быстро плавать спинной стороной вверх. Кишечник карпоедов так же приспособлен к паразитическому существованию, как и их ротовые придатки. Средний его отдел снабжен разветвленными слепыми выростами, служащими резервуарами для высосанной крови. Благодаря способности запасать пищу впрок карпоеды могут до 3 недель не питаться, постепенно расходуя свои запасы.

При нападении рачка на рыбу зрение не играет никакой роли. Рачки руководствуются главным образом движением воды и отчасти химическим чувством. Они воспринимают соответствующие раздражения многочисленными чувствительными щетинками, расположенными на разных частях тела. Если в аквариум с карпоедами опустить фильтровальную бумажку и подвигать ею в воде, рачки бросаются на бумажку, но, прикоснувшись к ней, отплывают прочь. Если бумажкой предварительно обтерта рыба, карпоеды задерживаются на ней несколько дольше. Карпоеды преследуют рыбу, быстро двигаясь в том же направлении параллельно ей, а затем садятся на голову жертвы. Впоследствии они переползают на те части тела рыбы, которые наименее сильно омываются водою и где покровы сравнительно тонкие, т. е. прикрепляются преимущественно позади жаберных крышек и грудных плавников. Присосавшись к рыбе, рачки продолжают действовать плавательными ножками, возбуждая ими ток воды, необходимый для дыхания. Оно осуществляется через тонкостенные участки карапакса. Сердца у карпоедов нет; кровь в полости тела двигается благодаря сокращениям кишечника и мускулатуры брюшного отдела.

Никакого предпочтения определенным видам рыб карпоеды не оказывают. Больше того, они могут нападать и на других водных позвоночных — на тритонов и на головастиков лягушек. Некоторые морские виды карпоедов паразитируют на головоногих моллюсках, например Argulus arcussonensis на каракатицах.

Самец оплодотворяет присосавшуюся к рыбе самку, удерживая ее задние грудные ножки своими и подсовывая под нее свой брюшной отдел так, чтобы отверстия его семяпроводов совпали с отверстиями ее яйцеводов. Сперма попадает непосредственно в половые пути самки. Перед откладкой яиц самка покидает рыбу и плавает в поисках подводных растений, камней или другого подходящего субстрата. Она откладывает двойной ряд яиц (обычный Argulus foliaceus от 20 до 250 яиц) на этот субстрат, прикрепляя их специальным секретом. Обычно яйца выметываются не сразу, а с перерывами, во время которых самка снова нападает на рыб и сосет их кровь. В этом отношении карпоеды отличаются от большинства других ракообразных, самки которых носят яйца на себе в яйцевых мешках или в специальной выводковой сумке.

Через 3—5 недель из яиц Argulus foliaceus выходят молодые, но еще не вполне сформировавшиеся рачки (рис. 217, *3*). Они имеют длинные задние антенны, с помощью которых плавают, их жвалы снабжены щупиками, передние челюсти еще не превращены в присоски, плавательные ножки недоразвиты, а карапакс укорочен. Ли-

чинки прикрепляются к рыбам, используя для этого передние антенны и концевые шипы передних челюстей. В течение первых 8 дней пребывания на рыбе рачок дважды линяет, причем его задние антенны и мандибулы укорачиваются, но зато полностью развиваются плавательные ножки. После третьей линьки за счет передних челюстей начинают образовываться присоски; этот процесс заканчивается только после пятой линьки. Так, постепенно, в результате линек, происходящих каждые 3—4 дня, формируется взрослый рачок. У ряда видов развитие сокращено еще больше: из яйца выходит вполне сформировавшаяся, но еще неполовозрелая особь, а есть виды с более длительным развитием, когда из яйца вылупляется науплиус.

Карпоеды довольно широко распространены как в пресных водах, так и в морях и могут считаться весьма обычными паразитами рыб, в том числе и хозяйственно ценных. Однако вред, приносимый ими рыбам, невелик. В очень редких случаях они вызывают гибель рыб, да и то только молодых.

Отряд карпоедов многие исследователи считают самостоятельным подклассом.

ОТРЯД МИСТАКОКАРИДЫ (MYSTACOCARIDA)

Песчаные морские пляжи южных морей привлекают массу отдыхающих. Искупавшись, любители загорать растягиваются на песке и подставляют свое тело под жаркие лучи солнца. Но вряд ли кто-нибудь из них знает, что в толще песка, на котором он расположился, идет интенсивная жизнь мелких своеобразных существ.

Только поверхностные слои песка, да и то на некотором расстоянии от уреза воды, лишены влаги. На той или иной глубине песок пропитан морской водой. Она заполняет узкие капиллярные пространства между песчинками, и в этих извилистых ходах, диаметр которых обычно меньше 1 мм, обитает интерстициальная фауна. В нее входят представители разных групп животных — простейшие, кишечнополостные, различные черви, водяные клещи и многие другие, но особенно многочисленны приуроченные к таким своеобразным условиям ракообразные. Выше уже упоминались интерстициальные гарпактициды (рис. 209), однако представители этого подотряда веслоногих встречаются не только в пропитывающей песок воде, но и в других весьма различных условиях. Совместно с гарпактицидами в капиллярных ходах пляжей живут мелкие (до 1 мм) рачки, принадлежащие к особому отряду мистакокарид, который приспособлен к существованию исключительно в интерстициальных водах.

Мистакокариды были открыты только в 1943 г. на американском побережье Атлантического океана. Впоследствии они были обнаружены в Мексиканском заливе, у побережья Португалии и в Бискайском заливе, в Средиземном море, почти вдоль всего западного побережья Африки и у южного и юго-восточного побережья этого континента, у западного и восточного побережья Южной Америки (Чили и Бразилия). В фауне СССР мистакокариды не найдены. Всего известно 12 видов, принадлежащих к двум родам — Derocheilocaris и Ctenocheilocaris.

Подобно другим представителям интерстициальной фауны, мистакокариды имеют длинное и тонкое червеобразное тело, позволяющее им ползать по узким ходам между песчинками. Голова удлиненная и устроена своеобразно. Ее передняя часть — акрон, несущая передние антенны, отделена швом от задней части, на которой расположены задние антенны и хорошо развитые ротовые придатки. С задней частью головы частично сливается первый грудной сегмент, конечности которого преобразованы в ногочелюсти. Далее следуют 4 свободных грудных сегмента. Каждый из них снабжен парой коротких нерасчлененных придатков с щетинками на концах, представляющих собой редуцированные грудные ножки. Брюшной отдел состоит из 6 сегментов, подобных грудным, но лишенных конечностей. Он заканчивается длинными когтевидными фуркальными ветвями. На всех грудных и брюшных сегментах, за исключением последнего, с боков расположены щелевидные углубления. Назначение этих органов неизвестно (рис. 218, *1*).

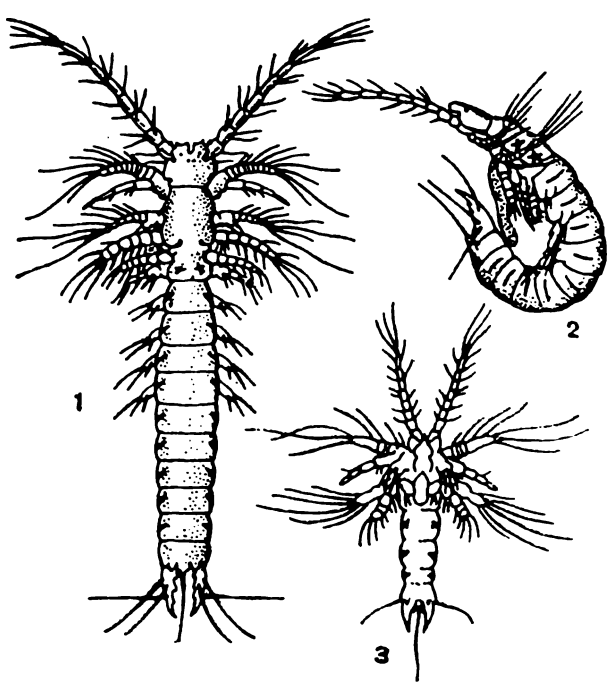


Рис. 218. Derocheilocaris remanei:
1 — со спинной стороны; *2* — сбоку, перед проталкиванием тела вперед, видна верхняя губа; *3* — первая личинка.

Наиболее характерной особенностью мистакокарид можно считать сильное развитие головных и редукцию грудных придатков, чего не наблюдается у других ракообразных. В соответствии с этим движения мистакокарид весьма своеобразны: если другие ракообразные передвигаются преимущественно при помощи грудных ножек, то мистакокариды используют в качестве органов движения головные придатки и ногочелюсти. Рачки перебирают попеременно задними антеннами, щупиками жвал, челюстями и ногочелюстями, отталкиваясь ими или сидящими на них щетинками от стенок хода, по которому ползут. При этом передние антенны направлены вперед и нащупывают свободное пространство между песчинками, а грудные ножки остаются прижатыми к телу и никакого участия в движении рачка не принимают. Кроме ползания, мистакокариды способны передвигаться прыжками. Они круто изгибают тело на брюшную сторону так, что конец фурки достигает уровня задних антенн и касается верхней губы, а затем распрямляются. Опираясь на заднюю часть тела, они проталкивают его вперед. Необычайная подвижность грудных и брюшных сегментов друг относительно друга позволяет рачкам не только изгибать тело в разных направлениях, но и производить «телескопические» движения, при которых каждый последующий сегмент слегка погружается в предыдущий, причем тело укорачивается, а затем, при возвращении сегментов к нормальному положению, снова удлиняется.

Пищей мистакокаридам служат детрит, бактериальная пленка и микроорганизмы. Пищевые частицы направляются сзади наперед щетинками внутренних краев челюстей и ногочелюстей. Перед ртом находится необыкновенно длинная, загнутая назад верхняя губа, задерживающая пищевые частицы, по бокам рта расположены жевательные лопасти жвал, размельчающие пищу, а челюсти благодаря удлинению головы отодвинуты далеко назад от ротового отверстия, и только их щетинки достигают рта. Таким образом, в отличие от других ракообразных, мистакокариды пользуются челюстями больше как органами передвижения, чем как ротовыми придатками.

Мистакокариды раздельнополы, но самцы и самки внешне совершенно сходны. Процессы спаривания и откладки яиц этих ракообразных наблюдать не удалось. Изучение их личинок показало, что из яйца выходит науплиус или метанауплиус. Всего наблюдается 7—10 личиночных стадий, причем при каждой линьке добавляется по одному сегменту и постепенно развиваются недостающие конечности. Такое равномерное и постепенное превращение личинки во взрослое животное и значительное число личиночных стадий говорят о примитивном характере постэмбрионального развития мистакокарид.

Далеко не каждый песчаный пляж населен мистакокаридами. Они чаще живут в очень мелкозернистом песке литоральной зоны, но некоторые виды обнаружены и в грубых осадках сублиторали (Ctenocheilocaris armata на глубине 22 м, Derocheilocaris galvarini на глубине 25 м).

Мистакокариды способны переносить значительные колебания солености. Так, наблюдения на пляжах Средиземного моря показали, что эти рачки без всякого вреда для себя переносят колебания солености от 10 до 32‰ и температуру от 10 до 26 °С. Из всех известных в настоящее время местонахождений мистакокарид самым северным является Массачусетс (42° с. ш.), где Derocheilocaris typicus выдерживает понижение температуры до —1,5 °С.

Отмечается, что мистакокариды отсутствуют в районах, подвергавшихся оледенению в четвертичное время.

Если предположение о замедленном темпе эволюции обитателей интерстициальных вод правильно, то можно рассчитывать встретить среди них древние, мало изменившиеся виды. К таким видам следует причислить и мистакокарид, которым свойственны многие чрезвычайно примитивные признаки (например, строение нервной системы и ротовых придатков) и примитивный характер развития.

ОТРЯД МЕШКОГРУДЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (ASCOTHORACIDA)

Мешкогрудые ракообразные были впервые открыты французским ученым Лакас-Дютье в 1866 г., когда он описал Laura gerardiae — эндопаразита коралла Gerardia и отнес его к усоногим ракам. В 1887 г. известный русский зоолог Н. Вагнер вскрывал морских звезд на Соловецкой биологической станции. В полости тела одной из них он обнаружил разветвленное тело какого-то паразита. Вскоре будущий академик В. М. Шимкевич нашел такое же существо в полости тела многолучевой морской звезды Solaster. В 1889 г. он писал про свою находку: «Настолько загадочная форма, что почти ничего невозможно сказать относительно ее природы». Этой «загадочной формой» заинтересовался другой крупный зоолог и будущий океанограф — Н. М. Книпович, детально ее изучивший. В результате кропотливых многолетних исследований он установил, что это существо принадлежит к той же группе паразитических раков, что и Laura gerardiae, и назвал изученное им существо Dendrogaster, что означает «разветвленный желудок». В самостоятельный отряд мешкогрудые раки были выделены в 1937 г. советским зоологом В. Л. Вагиным.

Организация Dendrogaster очень сильно изменена под воздействием паразитизма. Тело самки состоит главным образом из двух боковых многократно ветвящихся отростков. Эти два ответвления отходят от срединной непарной части, на самом переднем конце которой находятся передние антенны, а также сложенные в виде пирамиды жвалы и челюсти, очень сильно видоизмененные. Никаких других признаков ракообразных (сегментации, грудных конечностей и т. д.) животное не сохранило (рис. 219, *А*). В ответвлениях тела самки помещаются карликовые паразитические самцы, более сходные с обычными ракообразными. Тело их сегментировано, голова снабжена такой же ротовой пирамидой, как у самок, но грудной отдел несет 5 пар двуветвистых ножек. Необычный вид самцу придает пара очень длинных задних выростов, в которые заходят ветви кишечника и семенники (рис. 219, *Б*).

Не все мешкогрудые видоизменены в такой степени, как самки Dendrogaster. Среди них есть и виды, сохранившие облик нормальных ракообразных, есть и менее измененные, чем Dendrogaster. Представителей этого отряда по степени упрощения организации можно расположить в определенный ряд, по которому можно судить о том, как шла эволюция мешкогрудых ракообразных в связи с приспособлением к паразитическому существованию и с переходом с одних хозяев на других.

На поверхности колоний коралла Antipathes larix в Средиземном море живет мешкогрудый рачок Synagoga mira. Его самцы и самки имеют одинаковое строение, могут свободно передвигаться с места на место и даже плавать. Покровы головы образуют два боковых листка, покрывающих тело не целиком. Шестисегментный грудной отдел снабжен шестью парами двуветвистых плавательных ножек. Сегментированное брюшко заканчивается снабженной перистыми щетинками фуркой. Близкий вид — S. metacrinicola — паразитирует на морской лилии Metacrinus rotundus у берегов Японии. У самок этого вида мантия покрывает все тело, у самца она несколько короче. По-видимому, самки малоподвижны, но все же могут иногда менять место своего прикрепления. Другие роды того же семейства Synagogidae — Parascothorax и Ascothorax — обитают внутри мешковидных опухолей (цист), которые под их воздействием образуются на поверхности диска зараженных ими офиур или в бурсальных полостях этих иглокожих. Самки этих родов гораздо крупнее самцов, неподвижно прикреплены клешневидными передними антеннами к хозяину, мантия их расширена за счет увеличения объема и числа выводковых камер, сегментация и грудные конечности имеются, но не все они двуветвисты, брюшко подогнуто под грудь. Грудными ножками самки возбуждают ток воды, направленный в бурсу и необходимый им для дыхания. Самцы живут в тех же полостях, что и самки (рис. 219, *В*, *Г*).

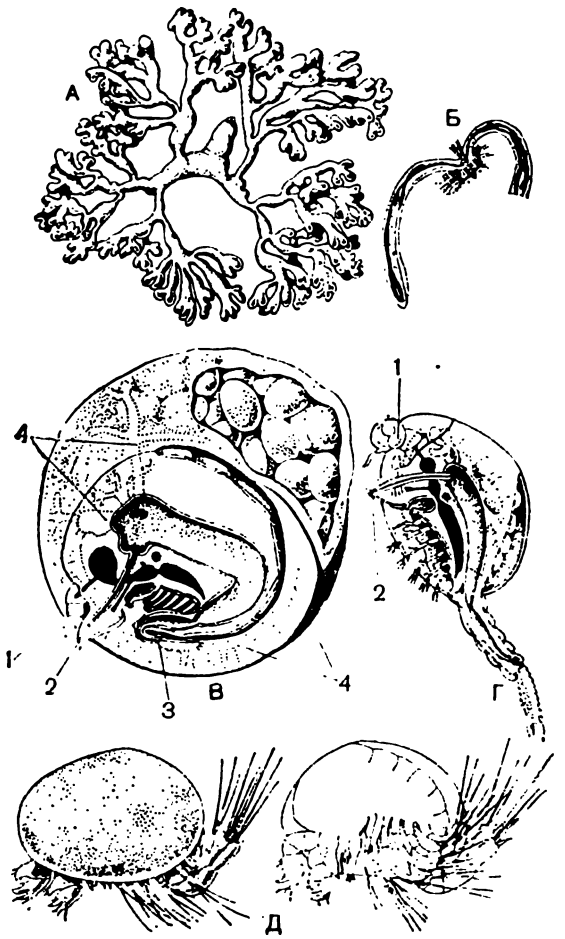


Рис. 219. Мешкогрудые ракообразные и их личинка: *А*, *Б* — самка и самец Dendrogaster dichotomus; *В*, *Г* — самка и самец Ascothorax; *Д* — аскоторацидная личинка Ascothorax, внешний вид и характер сегментации; *1* — передние антенны; *2* — ротовая пирамида; *3* — задняя кишка; *4* — ответвления кишечника.

Рассмотренное раньше семейство Dendrogastridae, представители которого паразитируют в полости тела морских звезд и морских ежей, отличается от семейства Synagogidae тем, что мантия самок чрезвычайно сильно разрастается с боков, принимая разветвленную древовидную форму или имея вид мешка, иногда раздвоенного. Собственно тело рачка помещается в самой передней части непарного срединного ствола мантии; оно не сегментировано, лишено грудных ножек или они не членистые. Маленькие самцы паразитируют в мантийной полости самок.

В несколько ином направлении эволюционировало семейство Lauridae. Относящиеся к нему рачки паразитируют на кораллах, причем самки — эндопаразиты, сидящие в цистах под сарколеммой, а самцы — эктопаразиты тех же хозяев, внутри которых живут самки. У самок мантия разрастается вверх и вниз и превращается в толстую пластинку, внутри которой разветвляются яичники и печеночные выросты; грудные ножки в той или

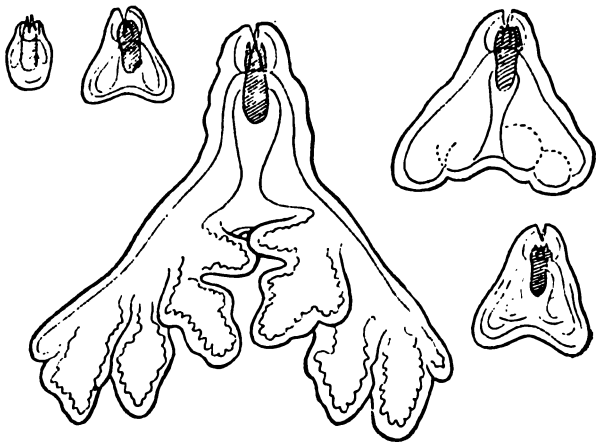


Рис. 220. Формирование самки Dendrogaster.
Пять последовательных стадий (заштриховано тело рачка).

иной степени недоразвиты, сегментация сохранилась. Самцы приблизительно такие же, как у других мешкогрудых, значительно мельче самок.

Таким образом, при переходе мешкогрудых от эктопаразитизма к эндопаразитизму отличия между самцами и самками становились все более резкими, самки теряли сегментацию, их грудные ножки редуцировались, а мантия разрасталась. Самцы изменялись гораздо меньше самок.

Все мешкогрудые ракообразные прикрепляются к хозяину при помощи передних антенн, концевые членики которых образуют подобие клешни. Задние антенны отсутствуют. Жвалы и челюсти сложены вместе и составляют колющий хоботок. Этим хоботком эктопаразитические Synagoga прокалывают ткани своих хозяев и сосут их соки. Ascothorax питается разрушенными им клетками стенок бурсы офиур, а паразит неправильных морских ежей — Ophysema — поедает половые железы хозяина. Разветвленные самки Dendrogaster заглатывают клетки полости тела морской звезды, одевающие паразита сплошным слоем.

Обычно присутствие паразита вызывает кастрацию хозяина. Если Ophysema непосредственно разрушает половые железы морских ежей, то Ascothorax и Dendrogaster подавляют действие половых желез офиур и морских звезд механически.

Специальных органов дыхания у мешкогрудых ракообразных нет. Кислород усваивается стенкой мантии. Весьма вероятно, что разветвленная мантия Dendrogaster представляет собой приспособление, позволяющее использовать наибольшее количество кислорода, растворенного в полостной жидкости морской звезды, благодаря значительному увеличению усваивающей поверхности. Молодые самки, двигая ветвями мантии, могут медленно перемещаться в полости тела хозяина.

Все мешкогрудые ракообразные раздельнополы, за исключением паразита одиночных кораллов Petrarca bathyactidis, которому свойствен гермафродитизм. Чем более специализированы роды мешкогрудых, тем сильнее выражены различия между самцами и самками. У всех внутренних паразитов самки гораздо крупнее самцов и гораздо сильнее видоизменены под воздействием паразитизма. Обычно совместно с одной самкой живет по нескольку самцов, а у Dendrogaster они паразитируют в выростах мантии самки.

Оплодотворенные самки откладывают яйца в выводковые камеры, расположенные с внутренней стороны мантии. У Dendrogaster в этих же камерах паразитируют самцы. Число откладываемых самкой яиц различно у разных родов, причем, чем глубже приспособления к паразитизму, тем плодовитость выше. Малоизмененная Synagoga откладывает всего 50—60 яиц, Ascothorax — 250—300, а Dendrogaster — около 20 000.

Из развивающихся в выводковых камерах яиц выходят личинки, находящиеся на стадии науплиуса, но лишенные науплиального глаза. У малоспециализированной Synagoga, а также у Lauridae науплиусы покидают тело матери и приступают к самостоятельному существованию. У остальных мешкогрудых науплиусы остаются в выводковых камерах и там продолжают развитие. У Parascothorax личинка выходит на волю на стадии метанауплиуса, а у Ascothorax и почти всех Dendrogastridae личинки еще дальше развиваются в выводковых камерах, достигая в конце концов свойственной только мешкогрудым стадии так называемой аскоторацидной личинки. Именно на этой стадии рачок выбирается наружу, плавает и заражает другие особи своих хозяев. У некоторых видов Dendrogaster из яйца сразу появляется аскоторацидная личинка, т. е. происходит сокращенное развитие. Для этой личинки характерны двустворчатая мантия, клешневидные передние антенны, колюще-сосущие ротовые придатки, шесть пар плавательных грудных ножек, 5-сегментное брюшко и плавательная фурка (рис. 219, *Д*). В общем аскоторацидные личинки похожи на взрослых Synagoga и на самцов большинства родов.

Аскоторацидные личинки проникают в своих хозяев и там развиваются во взрослых рачков. Если такая личинка окажется в одиночестве, она становится самкой. Если же она прикрепилась около вполне сформировавшейся самки или на поверхности ее тела, то развивается самец.

Процесс превращения аскоторацидной личинки во взрослую самку Dendrogaster весьма своеобразен. Личинка садится на поверхность тела морской звезды, линяет, теряет сегментацию и грудные ножки и приобретает грушевидную форму. После этого она проникает через стенку тела хозяина в его половые железы. Последующий рост проис-

ходит исключительно за счет разрастания мантии; собственно тело зародыша почти не увеличивается в размерах (рис. 220).

Мешкогрудые ракообразные, в особенности Synagogidae, широко распространены в Мировом океане. Dendrogastridae обитают в умеренных и высоких широтах северного полушария, Lauridae — преимущественно в тропиках. Они поражают не только мелководных, но и глубоководных животных. Так, в Беринговом море в морских звездах Psilaster pectinatus и Eremicaster tenebrarius с глубин 2300 и 3940 м найдены Dendrogaster astropectinis и D. beringensis, а в юго-западной части Атлантического океана Synagoga sandersi обнаружена на глубине 5223 м (хозяин остался неизвестным). Всего известно 45 видов мешкогрудых ракообразных.

ОТРЯД УСОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CIRRIPEDIA)

Чарлз Дарвин в автобиографии писал: «В октябре 1846 г. я начал работать над «Усоногими ракообразными»... я занялся изучением и анатомированием ряда обычных форм, и это постепенно привело меня к исследованию всей группы. В течение восьми лет я непрерывно работал над этим предметом и в конце концов издал два толстых тома, содержащих описание всех известных современных видов, и два тонких in quarto о вымерших видах. Не сомневаюсь, что сэр Э. Литтон-Булвер, выведя в одном из своих романов профессора Лонга, который написал два увесистых тома о ракушках, имел в виду меня».

Усоногие ракообразные, которым отдал восемь лет жизни великий натуралист, во многих отношениях замечательны, и интерес к ним Ч. Дарвина вполне понятен. Внешне они даже непохожи на ракообразных. Во взрослом состоянии они ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к всевозможным подводным предметам — скалам, камням, сваям, днищам судов, а также к самым разнообразным морским животным. Тело большинства этих рачков заключено в твердую известковую раковину, состоящую из различного числа отдельных пластинок. Часть этих пластинок подвижно сочленена между собой. Рачок может их раздвигать, и в образующуюся щель просовываются время от времени грудные ножки, совершающие характерные взмахи. При этом вода с находящимися в ней организмами и их остатками загоняется внутрь раковинки; так осуществляется питание и дыхание.

Твердая известковая раковина, постоянное прикрепление к субстрату и отсутствие внешних признаков ракообразных долго мешали выяснению истинной природы усоногих. Даже такой зоолог, как Ж. Кювье, по примеру предыдущих исследователей относил усоногих к моллюскам. Ж. Б. Ламарк рассматривал усоногих как переходную группу от червей к моллюскам. Только в 1830 г., после того как стали известны личинки усоногих, сходные с личинками других ракообразных, была доказана принадлежность усоногих к этому классу.

В настоящее время в этом никто не сомневается. Больше того, нетрудно подметить многие признаки, сближающие усоногих с внешне совершенно несходными с ними веслоногими. Однако усоногие эволюционировали в ином направлении, чем подавляющее большинство остальных ракообразных. Среди непаразитических представителей этого класса только они, вместо того чтобы совершенствовать свою двигательную систему, перешли к прикрепленному существованию и развили мощное средство пассивной защиты — толстую известковую раковину, несколько напоминающую раковину моллюсков. В связи с прикрепленным образом жизни организация усоногих очень сильно изменилась: исчезли наружная сегментация и хитиновый панцирь, бесполезный при наличии защитной известковой раковины, перестроилась голова, которой рачки прикрепляются к субстрату, укоротился и почти исчез брюшной отдел. Изменилась и функция конечностей. Они перестали служить для передвижения и приспособились к тому, чтобы загонять воду в мантийную полость.

Часть усоногих ракообразных перешла от сидяче-прикрепленного образа жизни на поверхности тела различных морских животных к паразитическому существованию, сменив питание планктоном на использование соков своих хозяев. Можно наметить полную серию переходов от свободного существования этих ракообразных к паразитизму. Как и в других подобных случаях, паразитизм вызвал ряд изменений организации усоногих и эти изменения отразились на приспособлениях к прикрепленному образу жизни. Среди паразитических усоногих известны предельно упрощенные формы, утерявшие все признаки не только отряда, но даже класса ракообразных и типа членистоногих. Только изучение строения личинок позволяет понять их истинную природу.

Все усоногие — морские обитатели, причем некоторые из них могут выносить значительное опреснение. Тело их окружено двойной мантийной складкой, соответствующей карапаксу других ракообразных. Мантия непаразитических форм выделяет различное число известковых пластинок, образующих защитную раковину. Мягкое тело подразделено на головной и грудной отделы. Передние антенны служат для прикрепления к субстрату, снабжены цементными железами и очень сильно укорочены. Задние антенны отсутствуют, ротовые придатки упрощенного строения. На груд-

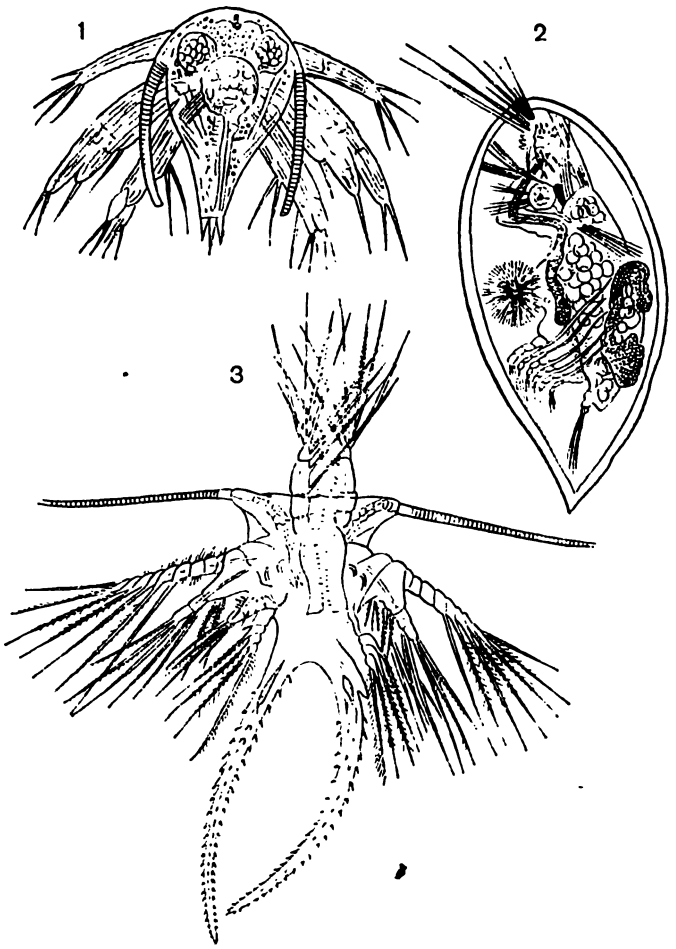


Рис. 221. Личиночные стадии морской уточки Lepas anatifera:

1, *2* — первая и вторая стадии науплиуса; *3* — циприсовидная личинка.

ном отделе расположено 6 пар двуветвистых ножек. У сверлящих усоногих число грудных ножек сокращено до 4 пар и они одноветвисты. У подотряда корнеголовых ракообразных, все представители которого — паразиты, ротовых придатков и грудных ножек нет совсем.

Из яиц усоногих выходит типичный науплиус, отличающийся от науплиусов других ракообразных присутствием боковых выростов на переднем конце тела, так называемых «рожек». Перелинял несколько раз, науплиус переходит в стадию метанауплиуса, для которой характерно появление челюстей и зачатков других конечностей и начало развития фасеточных глаз по бокам от науплиального. «Рожки» у метанауплиуса обычно сохраняются, задняя часть тела часто снабжена выростами. За метанауплиальной стадией следует свойственная только усоногим стадия циприсовидной личинки. Она обладает двустворчатой хитиновой раковиной, покрывающей все ее тело, 4-члениковыми передними антеннами с присасывательными дисками на предпоследнем членике и с цементными железами при основании, упрощенными жвалами и челюстями и 6 парами грудных двуветвистых плавательных ножек. На переднем конце личинки расположены науплиальный и пара фасеточных глаз. Присутствие двустворчатой раковины придает этой личинке внешнее сходство с представителями отряда ракушковых ракообразных (см. ниже), в частности с относящимся к нему родом Cypris, почему личинка и получила название циприсовидной. Циприсовидная личинка при помощи грудных ног свободно плавает в воде, а затем прикрепляется передними антеннами к подходящему субстрату. Дальнейшее ее превращение во взрослого рачка у разных подотрядов происходит по-разному.

В отряд усоногих включают три подотряда, резко различающихся как по строению, так и по образу жизни.

ПОДОТРЯД ТОРАЦИКОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (THORACICA)

Вновь построенный корабль покидает гавань и начинает плавание. Скорость его хода известна, и сначала он идет точно по графику. Однако с каждым днем скорость его уменьшается. На преодоление одного и того же маршрута тратится все больше времени и топлива, и рейсы корабля обходятся все дороже и дороже. В чем тут дело?

Днище корабля обросло различными морскими животными, трение его о воду увеличилось, и скорость хода соответственно уменьшилась. Корабль приходится ставить в док и удалять обрастание его днища.

Подсчитано, что из-за обрастания судов и необходимости их периодического докования владеющие значительным флотом страны ежегодно терпят миллионные убытки.

Основу обрастания судов составляют усоногие ракообразные — *морские желуди*. Они нередко покрывают днище корабля сплошным слоем. С китобойной матки длиной 140 м, плававшей в течение 7 месяцев к югу от экватора, сняли 40 т морских желудей. На наших дальневосточных судах за год плавания нарастает 10—12 кг морских желудей на 1 м^2 поверхности днища.

Морские желуди и относящиеся к тому же подотряду *морские уточки* (табл. 50), отличающиеся присутствием стебелька, на котором расположено защищенное известковыми пластинками тело рачка, поселяются не только на кораблях. Прибрежные скалы и камни усыпаны ими, они прикрепляются к раковинам моллюсков, к панцирям ракообразных, к раковинам себе подобных, иногда к рыбам. Некоторые виды приспособились к существованию на коже китов и акул. Есть морские желуди, сидящие на скалах значительно выше уровня моря и довольствующиеся брызгами, которые долетают до них только при сильных штормах. С другой стороны, известны морские уточки,

обитающие на глубине почти 8000 м. Всего описано 860 видов этих ракообразных.

Тело *морских желудей* (надсемейство Balanomorpha) и *веррук* (надсемейство Verrucomorpha) целиком находится внутри раковинки, состоящей из нескольких известковых пластинок. Часть этих пластинок неподвижно соединена друг с другом и составляет стенки домика. Другие образуют его крышку. Они могут смыкаться и размыкаться благодаря действию специальных мышц. На дне домика спинной стороной вниз лежит рачок. Передняя часть его сильно видоизмененной головы подогнута под тело так, что остатки передних антенн оказываются приблизительно в центре подошвы домика. У морских уточек (надсемейство Lepadomorpha) передняя часть головы вытянута в стебелек, голый или снабженный известковыми чешуйками, и только остальная часть тела покрыта известковыми пластинками. Этим стебельком, на конце которого помещаются остатки передних антенн, рачки прикрепляются к субстрату. Задняя часть головы всех Thoraciса вздутая. На ней расположен обращенный кверху рот, окруженный верхней губой, жвалами, передними и слившимися воедино задними челюстями. Строение всех ротовых придатков упрощенно, так как они не служат для фильтрации. Глаза очень слабо развиты и представлены раздвоенным науплиальным глазом.

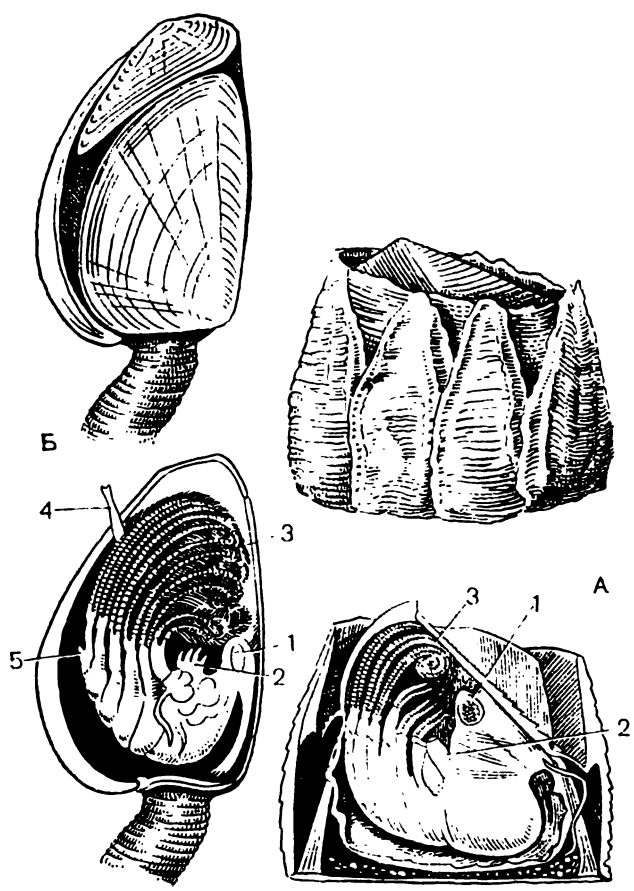
Грудной отдел несет 6 пар двуветвистых ножек. Их размеры увеличиваются по направлению спереди назад. Многочисленные членики ветвей ножек снабжены длинными щетинками на направленной ко рту стороне. Эти ножки, высовываясь из домика, расправляются, как веер, а затем складываются. Они совершают, таким образом, характерные взмахи, загоняя воду и взвешенные в ней частицы в полость домика.

Частота взмахов ножек зависит от внешних условий, в первую очередь от скорости течения воды и от температуры. Обычный морской желудь Semibalanus balanoides производит 6,2 биения в 10 с при 17 °С и скорости течения более 0.1 см/с. При температуре ниже 1,8 °С и выше 31,5 °С, а также при скорости течения больше 10 см/с рачок смыкает створки раковины и прекращает движения ножек. Концентрация кислорода и углекислого газа в воде не влияет на ритм работы рачков. Щетинки на передних ножках сидят более, а на задних менее часто, благодаря чему разные ножки отфильтровывают частицы разного размера. Поэтому пища усоногих рачков довольно разнообразна: это водоросли, даже бактерии и целый ряд планктонных животных, в первую очередь веслоногих. Захватывают они и собственных личинок, но, по имеющимся наблюдениям, циприсовидные личинки в кишечнике усоногих не перевариваются. Морской желудь Chthamalus, живущий в условиях сильного течения, держит ловчую сеть расправленной до тех пор, пока в ней не окажется достаточное количество пищевых частиц.

Весьма своеобразны способ питания и функции грудных ножек морской уточки Dosima fascicularis (табл. 50, *2*), широко распространенной в тропической и субтропической частях океана. Эти рачки прикрепляются к каким-нибудь плавающим предметам (кусочки дерева, пемза, водоросли) или к выделяемому ими пенистому поплавку и целыми группами плавают на самой поверхности моря. Они могут грести ножками и активно подплывать к хондрофорам (Velella, Porpita), которых обгрызают жвалами.

Есть морские уточки, добывающие себе пищу не прибегая к помощи грудных ножек, которые в таких случаях укорачиваются и упрощаются. Malacolepas conchicola живет в мантийной полости двустворчатых моллюсков и использует пищевые частицы, поступающие через вводной сифон хозяина. Pagurolepas conchicola селится в раковинах брюхоногих моллюсков, занятых раками-отшельниками, и питается экскрементами последних. Некоторые морские желуди прикрепляются к коже китов и в той или иной степени питаются за счет своих хозяев. Н. И. Тарасов и Г. Б. Зе-

Рис. 222. Строение раковины и тела торациковых:
А — морского желудя (Balanus); *Б* — морской уточки (Lepas); *1* — мускул крышки раковины; *2* — ротовой конус; *3* — грудные ножки; *4* — пенис; *5* — редуцированное брюшко.



вина пишут: «Род Coronula не полностью перешел к питанию за счет тканей и крови китов, причем молодые особи, по-видимому, в большей степени питаются биосестоном [взвешенными в воде частицами], нежели взрослые, сросшиеся с кожей хозяина, проникшей в полости стенки их домика. Tubicinella глубоко погружена в кожу кита, а взрослых Cryptolepas невозможно механически отделить от плотно и полностью облекающей их кожи единственного хозяина этого вида — серого кита Eschrichtius gibbosus». У таких специализированных паразитов грудные ножки укорочены, а известковые пластинки домика уменьшены и частично исчезли (табл. 50, *12*).

Взмахи грудных ножек служат не только для добывания пищи, но и для обновления воды в полости домика. Это необходимо для дыхания и удаления из полости домика продуктов выделения. Дыхание совершается через тонкие покровы тела; у некоторых видов имеются нитевидные придатки, которым приписываются функции жабр. Сердца у усоногих нет, и кровь передвигается по полости тела благодаря сокращению мышц.

Весьма своеобразны половая система и особенности размножения Thoracica. В отличие от подавляющего большинства остальных членистоногих эти рачки, за немногими исключениями, гермафродиты. Каждая особь обладает и мужскими и женскими половыми железами. Яйцеводы открываются при основании передней пары грудных ножек. Выходящие из них яйца откладываются в мантийную полость. Семяпроводы впадают в длинный трубкообразный мужской совокупительный орган — пенис, представляющий собой вырост редуцированного брюшного отдела и помещающийся непосредственно позади задней пары грудных ножек. При спаривании пенис распрямляется, высовывается из раковины наружу, проникает в мантийную полость соседней особи и выделяет туда сперму, оплодотворяющую яйца. Поскольку обычно морские желуди и морские уточки сидят в непосредственной близости друг к другу, происходящий, таким образом, процесс перекрестного оплодотворения осуществляется без всяких затруднений. В некоторых случаях может происходить самооплодотворение, как это следует из опытов по изоляции отдельных особей, которые и в одиночестве продолжали размножаться.

У морских уточек из семейства Scalpellidae, обитающих на больших океанических глубинах и часто сидящих поодиночке, наблюдаются более сложные явления, на которые впервые обратил внимание Ч. Дарвин. Среди них известны раздельнополые виды; их самки развиты нормально, а самцы в той или иной степени редуцированы (они маленькие, иногда мешковидные, у некоторых сохраняются остатки ножек и пластинок раковины, у других — нет) и сидят по одному или попарно, прикрепившись к стенке мантийной полости самки. Есть и виды-гермафродиты, в мантийной полости которых находятся один или несколько деградировавших «дополнительных» самцов. Наконец, есть виды, нормальные особи которых представлены как самками, так и гермафродитами, причем и в тех и в других живут карликовые самцы.

Дополнительные самцы были открыты у нескольких видов морских желудей. У Balanus masignotus с западного побережья Центральной и Южной Америки они напоминают самцов некоторых видов морских уточек, но располагаются снаружи от мантии, в специальной камере, образованной углублением внутренней стенки передней непарной пластинки раковины, а не близ мускула крышки раковины, как у стебельчатых усоногих. Поскольку все морские желуди гермафродиты, присутствие и у них дополнительных самцов осложняет понимание биологической сущности и происхождения этого явления.

Некоторые исследователи предполагают, что некогда все усоногие были раздельнополыми. Те виды, которые имеют мало редуцированных самцов, должны считаться наиболее древними, а те, которые совсем их лишены и представлены только гермафродитными особями, — наиболее молодыми.

Весьма интересен, хотя и до настоящего времени совершенно неясен, вопрос об условиях, определяющих развитие личинки в самца, в самку или в гермафродитную особь. По некоторым наблюдениям, в случае попадания личинки в мантийную полость гермафродитной или женской особи из нее развивается самец, а в случае ее прикрепления к неорганическому субстрату — гермафродитная или женская особь. Эта гипотеза нуждается в дополнительной проверке.

Кучки яиц после оплодотворения в мантийной полости родительской особи объединяются тонкими хитиновыми оболочками в так называемые яйценосные пластинки и подвергаются дроблению. У большинства видов из яиц выходят науплиусы, у некоторых метанауплиусы.

У холодолюбивых морских желудей (Semibalanus balanoides, Chirona hameri, Balanus balanus) яйца образуются летом, оплодотворение их происходит зимой, а личинки выходят на волю весной; теплолюбивые виды (B. improvisus, Elminius modestus, Chthamalus stellatus и др.) успевают отложить яйца несколько раз в течение лета. Один морской желудь (S. balanoides) в наших северных морях за период размножения выпускает 3000—4000 науплиусов. Температура и освещение оказывают очень сильное влияние на разные этапы процесса размножения. Так, круглосуточное освещение подавляет созревание яиц.

Выход личинок из мантийной полости родительской особи в воду зависит от других причин.

У S. balanoides он определяется не календарными сроками и не температурой воды, а массовым развитием микроскопических водорослей, которые служат пищей науплиусам. Когда эти водоросли размножатся, науплиусы наших северных морских желудей в огромном количестве появляются в планктоне. Они интенсивно питаются и трижды линяют, после чего переходят в стадию метанауплиуса. Метанауплиусы ведут столь же активный образ жизни и тоже трижды линяют, превращаясь в конце концов в стадию циприсовидной личинки. Она не питается, некоторое время плавает, а затем, попав в подходящие условия, прикрепляется к субстрату при помощи передних антенн. У тропических видов все личиночное развитие протекает в течение 3—5 суток, у холодноводных видов оно занимает 2 недели — месяц, а то и больше. У многих преимущественно глубоководных Scalpellidae из мантийной полости родителя выходит сразу циприсовидная личинка.

Изучение хода оседания циприсовидных личинок помогает понять особенности распределения взрослых морских желудей и морских уточек как на камнях, скалах и других естественных субстратах, так и на днищах судов, сваях, буях и т. д. По-видимому, разные виды оседают при разных скоростях течения. При скорости течения более 50 см/с оседание личинок невозможно. Обычно личинки активно движутся против течения, а оседание происходит в момент относительного покоя, т. е. тогда, когда скорость течения сравняется со скоростью движения личинки. Личинки Elminius modestus садятся при большей, а S. balanoides — при меньшей скорости. Личинки B. crenatus лишены передних антенн и прикрепляются при помощи специальных липких тяжей; поэтому они оседают при незначительной скорости течения. Различные завихрения течений, образуемые ими водовороты вызывают оседание личинок плотными кучками. Кроме того, доказано, что особенно охотно личинки садятся на домики особей того же вида или непосредственно рядом с ними. Только соприкосновение личинки с домиком морского желудя стимулирует ее оседание. Выделяемые взрослым рачком в воду вещества не имеют здесь значения. Благодаря этому возникают плотные одновидовые поселения морских желудей и морских уточек, что для них очень выгодно, так как обеспечивается возможность перекрестного оплодотворения.

Однако существуют наблюдения, показывающие, что личинки морских желудей оседают таким образом, чтобы распределиться равномерно по заселяемой поверхности и благодаря этому избежать ожесточенной внутривидовой конкуренции. Найт-Джонс и Мойз так описывают оседание личинок Elminius на шиферные плиты: «Самые первые особи, заселяющие эти плиты, образуют скопления, руководствуясь, без сомнения, соответствующим инстинктом. Затем промежутки между скоплениями заполняются и в конечном счете распределение по поверхности становится равномерным. Все же плотность заселения плиты составляет лишь 35—55 особей на 1 см², тогда как циприсовидные личинки эльминиусов, длина которых не превышает 0,5 мм, а ширина еще меньше, способны заселять ровные поверхности с плотностью до 230 особей на 1 см² даже в естественных условиях. При тех плотностях, при которых вступает в действие механизм, регулирующий распределение по поверхности, еще остается много места, так что запоздалым пришельцам есть где прикрепиться и передвигаться. Приходится сделать вывод, что рачки продолжают передвигаться, пока не найдут свободное место». Выяснилось также, что личинки S. balanoides распределяются равномерно по отношению к молоди и взрослым особям только своего вида и близких видов, но садятся в непосредственной близости или даже прямо на домик представителя другого семейства — Chthamalus stellatus. Это приводит к ожесточенной конкуренции между Chthamalus и Semibalanus.

Личинки некоторых видов оседают только на других животных. Есть виды, живущие исключительно в губках (Acasta spongicola, Balanus spongicola и др.) или главным образом на раковинах моллюсков и на панцирях ракообразных, в том числе камчатского краба (Solidobalanus hesperius в Тихом океане).

В процессе дальнейшего роста молодых морских желудей степень густоты их поселения очень важна, так как определяет форму их домика. В густых поселениях часто он приобретает «лилиевидную» форму, т. е. его диаметр в верхней части больше, чем в нижней, в разреженных поселениях он конический. Возможно, что на форму домика влияют и другие факторы.

Морские желуди растут довольно быстро. В тропиках некоторые виды достигают половозрелости через 8—16 суток после оседания. Обычному в Балтийском, Черном и Азовском морях B. improvisus, а также дальневосточному S. cariosus для этого требуется 3 месяца. Продолжительность жизни разных видов колеблется от 1—2 до 5—7 и более лет.

Как уже указывалось, морские желуди и морские уточки населяют самые различные глубины. Некоторые виды хорошо приспособлены к существованию в приливо-отливной зоне. Они активны только во время прилива, а когда вода отступает, они плотно закрывают крышки домика и погружаются в состояние, сходное с анабиозом. При переносе в аквариум рачки в течение нескольких дней сохраняли тот же ритм, прекращая биение ножек в часы отлива. Однако, даже находясь вне воды, животные продолжают дышать, хотя и менее интенсивно, чем под водой. Только

при наступлении резко неблагоприятных условий они впадают в состояние «скрытой жизни» и в течение нескольких месяцев сохраняют жизнеспособность в сухом состоянии, без вреда для себя подвергаются длительному действию пресной воды, а в условиях опыта переносят заливание вазелиновым маслом, содержание в азоте и водороде, т. е. продолжают существовать при отсутствии кислорода.

Этой способностью к «скрытой жизни» объясняется, между прочим, появление морских желудей (B. improvisus и B. eburneus) в 1955 г. в Каспийском море, где их раньше не было. Они, несомненно, переселились туда из Черного и Азовского морей на днищах судов, прошедших по Волго-Донскому каналу, и сумели пережить длительное воздействие пресной воды. Вероятно, несколько легче было преодолеть еще более длительное расстояние австралийскому морскому желудю Elminius modestus, появившемуся на побережье Великобритании только в 1943—1944 гг. Он также проделал этот путь на днищах судов, но оставаясь все время в морской воде, а затем стал быстро расселяться вдоль берегов Европы, вытесняя местные виды — S. balanoides и B. improvisus. Однако при пониженной солености B. improvisus преобладает над новым вселенцем, а при низкой температуре преимущество получает S. balanoides.

Выше остальных морских желудей поселяются виды рода Chthamalus. В Черном море Ch. stellatus (табл. 50, *10*) часто встречается на прибрежных скалах, выше уреза воды, довольствуясь брызгами, которые иногда до него долетают. Другие морские желуди, в частности обычные виды рода Balanus, образуют массовые скопления в пределах приливо-отливной полосы и во время прилива оказываются под водой. Целый ряд видов морских желудей, как, например, крупный (до 20 см высотой) дальневосточный Chirona evermanni (табл. 50, *8*), и морских уточек приурочен к области материкового склона. На больших океанических глубинах преобладают морские уточки из семейства Scalpellidae. Наибольшая глубина нахождения 7420—7880 м (Arcoscalpellinae gen. sp.).

Некоторые морские уточки прикрепляются не к дну, а к плавающим в воде предметам — кускам дерева, судам, а также к различным животным. Таковы виды родов Lepas и Conchoderma. Обычный широко распространенный вид C. auritum встречается и на кусках дерева, и на днищах судов, и на китах, морских черепахах и медленно плавающих рыбах. При этом C. auritum всегда садится только на твердую поверхность. На китах эта морская уточка находится только на прикрепившихся к их коже морских желудях Coronula (табл. 50, *5*) и на китовом усе, а у кашалотов — на зубах, образуя целые гроздья. Уховидные придатки рачка, служащие, вероятно, для отвода профильтрованной воды, сильнее развиты у особей, сидящих на быстро движущихся животных.

Практическое значение Thoracica определяется прежде всего тем, что морские желуди составляют основу обрастания судов. Как уже указывалось, обросшее морскими желудями (и другими животными) судно теряет исходную скорость. Соответственно увеличиваются время рейса, затраты на топливо и все остальные эксплуатационные расходы. Корабли периодически приходится очищать от обрастания, а это обходится очень дорого. Подсчитано, что торговый флот США ежегодно терпит убытки от обрастания, превосходящие 100 млн. долларов.

Во многих странах усиленно работают над проблемой защиты судов от обрастания, в частности над изобретением таких красок для днищ кораблей, которые были бы ядовиты для оседающих на суда личинок морских желудей. Некоторые успехи в этом направлении достигнуты, но «необрастающие» краски очень дороги.

Морские желуди вредят не только судам. Проникнув в Каспийское море, они стали оседать на ставных сетях, неводах и других рыболовных орудиях и принесли немало неприятностей местным рыбакам, которые раньше с ними не сталкивались.

С другой стороны, несомненно и положительное значение морских желудей и морских уточек. Их личинки нередко составляют существенную часть прибрежного морского планктона и в большом количестве поедаются некоторыми планктоноядными рыбами. Так, у берегов Норвегии весной сайда питается преимущественно личинками усоногих, поедает их и беломорская сельдь, а также некоторые другие рыбы. Взрослые усоногие в малой степени используются рыбами, которые часто не могут оторвать их от субстрата и раскусить. Тем не менее морские желуди отмечены в качестве объектов питания трески, пикши, осетра и др.

Человек также не брезгует усоногими. Из крупного морского желудя Megabalanus psittacus в Чили делают консервы. В Испании и Португалии добывают морскую уточку Pollicipes pollicipes, которая используется и в пищу, и для приготовления тука. Многие другие усоногие также, несомненно, съедобны. Тур Хейердал, описывая свое замечательное путешествие на «Кон-Тики», рассказывает, между прочим, о том, как он и его спутники варили суп из морских уточек, которыми быстро обрастал их плот, и высоко оценивает вкусовые качества этих рачков. Весьма возможно, что в будущем человек станет использовать усоногих в большей степени, чем ныне.

Большой урон наносят эти усоногие раки как обрастатели водоводов, подающих воду для охлаждения различных агрегатов тепловых электростанций, заводов и пр.

ПОДОТРЯД АКРОТОРАЦИКОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (ACROTHORACICA)

Занимаясь усоногими ракообразными, Ч. Дарвин открыл один сильно отличающийся по строению и образу жизни от морских желудей и морских уточек вид, сверлящий раковины моллюсков, который он считал необходимым выделить в особый подотряд. В настоящее время таких видов известно более 40. Они делают ходы в раковинах брюхоногих, двустворчатых и панцирных моллюсков, а также используют в качестве известкового субстрата скелет кораллов, мшанки, а иногда и домики морских желудей. Обычно Acrothoracica селятся в пустых раковинах уже погибших моллюсков, часто в раковинах, занятых раками-отшельниками, или в мертвом коралловом полипняке, но известны и случаи поселения Berndtia purpura в живых кораллах.

Будучи хорошо защищены известковой толщей раковины моллюска или скелета коралла, они, естественно, лишены собственных известковых пластинок, свойственных их только что рассмотренным родичам. Только на передней части головы самки есть хитиновая пластинка, принимающая, вероятно, участие в процессе сверления. Вокруг ротового отверстия расположены пара жвал и две пары челюстей, а позади рта пара передних грудных ножек (ротовые цирри). На значительном расстоянии от них находятся собранные в одну группу остальные 3—5 пар одноветвистых или двуветвистых грудных ножек (терминальные цирри). Грудные ножки совершают около 60 взмахов в 1 мин, но не высовываются при этом за края мантии, как это бывает у морских желудей и морских уточек. Тем не менее благодаря взмахам грудных ножек вода внутри мантийной полости рачка все время сменяется и приносит достаточное количество мелких пищевых частиц. Они поступают в кишечник, либо сквозной, либо лишенный заднего отдела и ануса, но зато снабженный многочисленными ветвящимися слепыми выростами, заходящими в голову, в грудные ножки и в другие части тела.

Acrothoracica — раздельнополые животные. Карликовые (0,4—2 мм) самцы живут поодиночке, прикрепившись к мантии самки (длина самок иногда достигает 20 мм). Они обычно сохраняют облик циприсовидной личинки или имеют очень упрощенное строение. У самцов отсутствует пищеварительный тракт, и, по-видимому, они существуют за счет питательных веществ, сохранившихся от личиночного периода. Развитие — с метаморфозом, из яйца у большинства видов вылупляется циприсовидная личинка, а стадии науплиуса и метанауплиуса протекают под защитой яйцевых оболочек. Циприсовидная личинка садится на подходящий субстрат, сбрасывает раковину и превращается в сформировавшегося рачка.

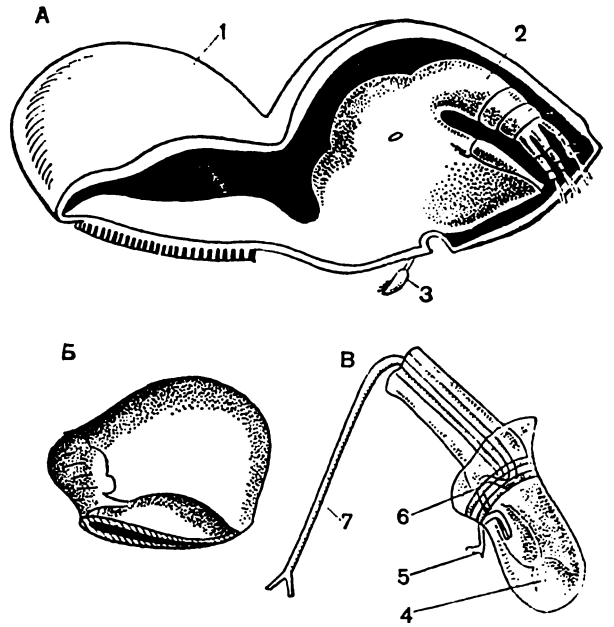


Рис. 223. Строение Tripetosa lampos:
А — взрослая самка с карликовым самцом; *Б* — молодая самка, передняя часть тела которой еще не превращена в диск; *В* — самец при большом увеличении; *1* — передний конец тела; *2* — грудной отдел с ножками; *3* — самец; *4* — семенник; *5* — передняя антенна; *6* — лопасти мантии; *7* — пенис.

Рачок приступает к сверлению известняка, пользуясь хитиновой пластинкой и выделяя вещество, растворяющее соли кальция.

Acrothoracica широко распространены в Мировом океане. Ископаемые формы известны начиная с карбона.

ПОДОТРЯД КОРНЕГОЛОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (RHIZOCEPHALA)

Еще больше отличаются от обычных усоногих раков паразитические корнеголовые, организация которых предельно упрощена под воздействием паразитизма. Взрослые представители этого подотряда не сохраняют никаких признаков членистоногих. Они живут в десятиногих ракообразных — в крабах, раках-отшельниках и некоторых креветках.

Все тело краба, зараженного корнеголовым рачком *саккулиной* (Sacculina), пронизано ветвящимися, как корни растений, отростками паразита. Они оплетают все внутренние органы хозяина — кишечник, половые железы, нервную систему, внедряются в мускулатуру. Этими отростками рачки высасывают соки краба. Отростки впадают в обширный мешок, расположенный под брюхом хозяина на поверхности его тела. В мешке находятся сильно развитые яичники и маленькие семенники. Все остальные органы — кишечник, органы чувств и органы выделения — отсутствуют.

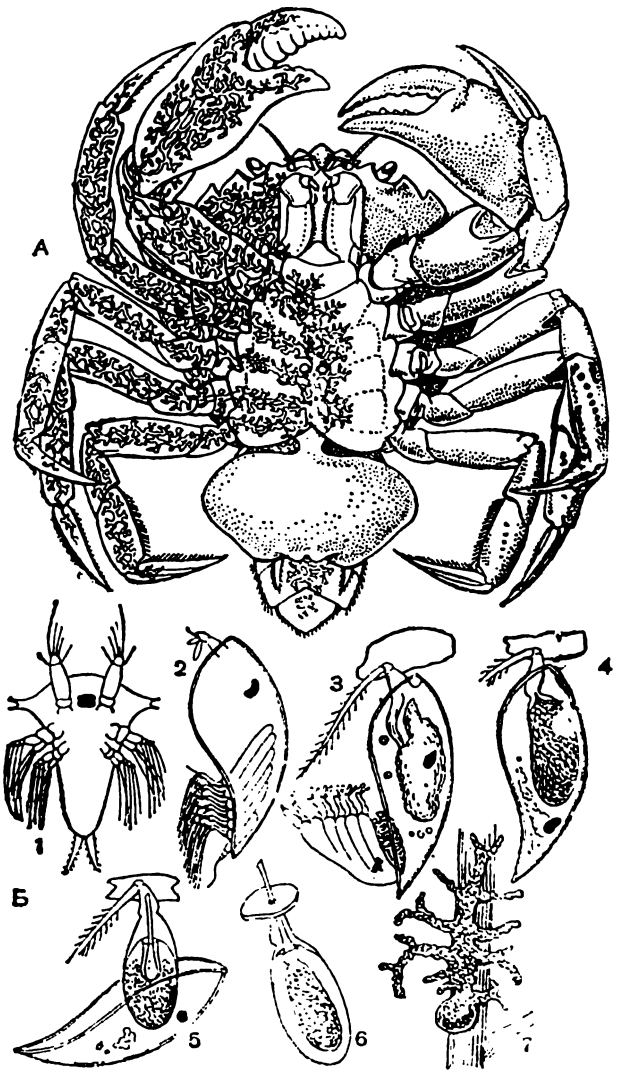


Рис. 224. Sacculina carcini.

А — взрослый рачок, паразитирующий в крабе Carcinus maenas (левая половина тела краба изображена прозрачной). *Б* — развитие личинки: *1* — науплиус; *2* — циприсовидная личинка; *3* — ее прикрепление и первая линька; *4* — строение личинки после линьки; *5* — вторая линька и формирование кентрогона; *6* — миграция клеток кентрогона в тело краба; *7* — молодой паразит на поверхности средней кишки краба.

Систематическое положение этого существа, так же как и в других подобных случаях (например, описанного выше дендрогастера), выясняется при изучении его развития (рис. 224, *Б*). Из яиц, откладываемых в полость мешка, выходит типичный для усоногих науплиус, выбирающийся наружу и плавающий в воде. Через несколько линек он превращается в крупную циприсовидную личинку. Личиночные стадии корнеголовых отличаются от соответствующих им стадий других усоногих главным образом отсутствием кишечника. Они питаются за счет содержащихся в их теле запасов желтка. Проплавав 3—4 дня, циприсовидная личинка прикрепляется передними антеннами к основанию щетинок конечностей или брюшной стороны тела молодых крабов. После этого она испытывает удивительные превращения. При очередной линьке она теряет бо́льшую часть своего тела со всеми конечностями, но сохраняет мантию, раковину и глаз, а затем линяет еще раз и отбрасывает и их. От личинки остается маленькое овальное мешковидное тельце, внутри которого располагаются недифференцированные клетки, имевшиеся еще у науплиуса. Эта стадия получила название стадии кентрогона. Покровы и передние антенны кентрогона образуют пронизанный каналом вырост, пробуравливающий покровы краба. Через этот канал кучка недифференцированных клеток проникает в тело краба и, вероятно, кровью хозяина переносится на поверхность его средней кишки.

Здесь начинается рост паразита. Отростки его тела удлиняются, разветвляются и начинают оплетать внутренние органы краба. Они не разрушают ни кишечника, ни половых желез хозяина, всасывая питательные вещества из омывающей их крови и выделяя в организм хозяина отбросы своей жизнедеятельности. Через 7—8 месяцев паразит образует мешковидный вырост. Когда он достигнет 2 мм в поперечнике, он прорывает покровы хозяина и выпячивается наружу, а затем продолжает расти в течение 6 недель, увеличиваясь до 12 мм в диаметре. К этому времени в мешковидном выросте заканчивается созревание половых желез, которые начинают функционировать. Кроме того, здесь же формируется очень слабо развитая нервная система. Всего для развития взрослой саккулины требуется, таким образом, 9 месяцев с момента прикрепления к хозяину циприсовидной личинки. Паразит живет около 3 лет, и хозяин обычно переживает его и продолжает существовать после смерти саккулины.

Присутствие саккулины оказывает мощное воздействие на организм краба. Заражение саккулиной молодого самца подавляет развитие его половых желез. С каждой последующей линькой он становится все более похожим на самку: брюшной отдел его расширяется, исчезают превращенные в совокупительный орган передние брюшные конечности, меняется характер щетинок брюшка. Японские зоологи Ишикава и Янагимачи описали зараженного саккулиной самца краба Eriocheir japonicus, семенники которого под влиянием паразита переродились в яичники, продуцировавшие нормальные яйца. Если саккулина заразила взрослого крупного самца или самку, это не приводит к изменению вторичнополовых признаков хозяина, но нарушает деятельность его половых желез — происходит паразитарная кастрация.

Нет сомнения в том, что причиной таких изменений в организме краба служит воздействие саккулины на его органы внутренней секреции. Непосредственно или выделяя специфические вещества, паразит подавляет выделение гормонов,

действующих на формирование вторичнополовых признаков самца и контролирующих деятельность половых органов самца и самки.

Паразиты раков-отшельников Peltogaster и Peltogastrella также вызывают паразитарную кастрацию своих хозяев, но заражение ими самцов не приводит к развитию у них вторичнополовых признаков самок. В отличие от саккулины у этих паразитов есть дополнительные самцы, сохраняющие облик циприсовидных личинок. Семенники гермафродитных особей очень малы и не функционируют. Самцы прикрепляются передними антеннами к мешковидной части гермафродитных особей, и масса заполняющих их недифференцированных клеток переселяется в недоразвитый семенник гермафродита. Часть этих клеток преобразуется в сперматозоиды.

При линьке раков-отшельников наружные мешковидные части их паразитов отваливаются вместе с покровами хозяина. Однако это не приводит к гибели паразита: из корневидной, находящейся внутри рака-отшельника части паразита вновь отрастает его мешковидная часть. У Chologaster наблюдалось четырехкратное отпадение мешков и замена их новыми.

Способность к почкованию особенно ярко проявляется у Thompsonia — паразита креветок из семейства раков-щелкунов. На теле зараженной креветки всегда находится большое число мешковидных паразитов, объединенных общей корневой системой. Она возникает из одной личинки, а затем образует много мешковидных особей.

Корнеголовые ракообразные широко распространены во всех морях и океанах, за исключением холодных южных и северных морей. Есть они и в Черном море, и в наших дальневосточных морях. В Северной Атлантике, Средиземном и Черном морях около 6% представителей массовых видов крабов заражено саккулиной. В тропиках некоторые корнеголовые вместе со своими хозяевами обитают и в пресных водах. Всего известно около 250 видов этих удивительных ракообразных.

ПОДКЛАСС РАКУШКОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (OSTRACODA)

К этому подклассу принадлежат большей частью мелкие (обычно мельче 1 мм, в редких случаях до 30 мм) рачки, обладающие двустворчатой, часто пропитанной солями кальция раковиной, целиком покрывающей их тело. Между створками раковины при движении животных высовываются только антенны и иногда концы ножек, а также фурка. Тело очень сильно укорочено и утратило сегментацию. Число грудных ножек сокращено до 1—3 пар. Все головные придатки и грудные ножки очень сильно специализированы: каждая пара выполняет какую-нибудь определенную функцию. Сердца и жабр в подавляющем большинстве случаев нет. Из яйца выходит науплиус, имеющий, как и взрослые особи, двустворчатую раковину.

Ракушковые обитают как в море, так и в пресных водоемах. Большинство видов этих рачков передвигается по дну и водным растениям, но среди морских видов есть и планктонные. Благодаря прочной раковине ракушковые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и используются геологами для определения возраста различных отложений. Ракушковые — очень древняя группа животных: их остатки известны с нижнего кембрия.

Одни исследователи считают, что подкласс включает единственный отряд, имеющий то же название, другие разделяют его на 4 отряда. Всего известно более 2000 ныне живущих и 12 000 ископаемых видов.

Трудно найти водоем, где не жили бы ракушковые рачки. По разнообразию условий, к которым они приспособились, их можно сравнить только с веслоногими. В мелких лужах, в прудах, в крупных озерах, в подземных водах, на всех глубинах Мирового океана, как на дне, так и в толще воды можно обнаружить этих невзрачных мелких животных. Более того, известны 7 видов (Mesocypris terrestris, Scotia audax и др.), которые перешли к сухопутному существованию: они живут в лесной подстилке влажных лесов Южной Африки, Мадагаскара, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Как у многих других видов ракушковых, створки их раковин покрыты щетинками, что в данном случае способствует удержанию влаги и препятствует высыханию. Ракушковые из рода Potamocypris обнаружены в теплых водах ручья в штате Орегон в США при температуре 54 °С. Среди ракушковых имеются и комменсалы, живущие на разных животных, например на сверлящем дерево равноногом раке рода Limnoria.

Несмотря на столь разные условия существования и различный образ жизни (среди ракушковых есть хищники, есть и грунтоеды, донные и планктонные формы, зарывающиеся в грунт и ползающие по растениям и т. д.), организация ракушковых в общем довольно однообразна. Все они обладают двустворчатой раковиной, соответствующей карапаксу других ракообразных. Внутренняя ее поверхность хитинизирована, а наружная обычно известковая. Левая и правая створки раковины соединены на спинной стороне эластической связкой. У многих видов есть и замок, состоящий из выступов на одной створке и соответствующих им углублений на другой. Приблизительно в середине тела расположен мощный мускул-замыка-

тель, прикрепленный к правой и левой створкам. При сокращении этого мускула раковина плотно закрывается.

Форма и строение раковины зависят от образа жизни. У рачков, живущих на поверхности жесткого грунта, раковина обычно толстостенная и снабжена различными буграми и выростами; у видов, роющихся в грунте, она толстостенная, но гладкая, а у видов, ползающих по растениям и живущих на мягком илистом грунте, она тонкая и гладкая. В особенности тонкой раковиной обладают морские планктонные виды, плотность тела которых приближается к плотности воды.

Голова часто хитинизирована. На ней обычно помещается непарный науплиальный глаз, а у представителей морского семейства Cypridinidae имеется пара сложных фасеточных глаз, достигающих у глубоководного планктонного Gigantocypris очень крупных размеров (рис. 225, *2*). Участки раковины, находящиеся перед глазами, прозрачны, так что рачки видят через раковину.

На голове имеется четыре пары придатков. Наиболее мощная из них — задняя антенна, служащая основным органом передвижения. Она богата различными щетинками, приобретающими у некоторых видов форму маленьких клешней. У многих пресноводных ракушковых передняя антенна также длинная, хотя и тоньше задней. Они плавают, взмахивая передними антеннами вперед и вверх, а задними вперед и вниз, двигаясь при этом по равнодействующей, т. е. прямо. У представителей преимущественно морского семейства Cytheridae на конце редуцированной наружной ветви задних антенн открываются протоки парной паутинной железы. Вертикально опускаясь с какого-нибудь подводного предмета, рачки выделяют, как пауки, паутинную нить, а затем могут ею пользоваться при возвращении назад. Эта нить позволяет им также удерживаться на грунте и так противостоять течению.

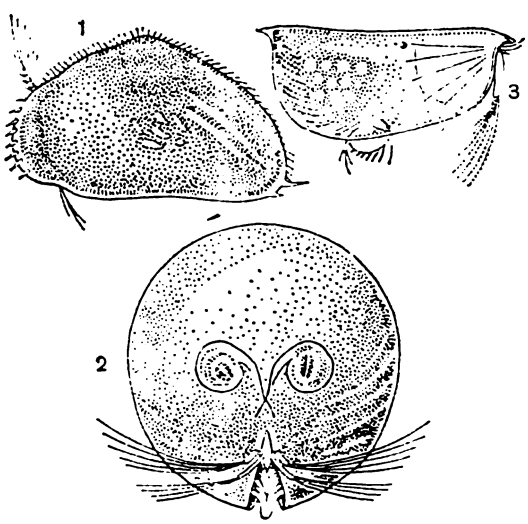
Жвалы снабжены сильно развитым щупиком, который нередко помогает движению рачков. Некоторые Cypridinidae, например Asterope, зарываются в грунт при помощи щупиков жвал. Передние челюсти у разных групп ракушковых устроены различно. Часто их наружная ветвь превращена в широкую пластинку, взмахи которой сменяют воду в полости раковины. Дыхание осуществляется через стенку тела, и только у Asterope на заднем отделе тела есть специальные выросты покровов, функционирующие как жабры. У большинства ракушковых челюсти снабжены специализированными щетинками и участвуют в захватывании пищи. Задние челюсти, по мнению большинства исследователей, у ракушковых отсутствуют, но некоторые считают, что первая пара грудных ног у них в действительности является второй парой челюстей.

Первая, а у некоторых семейств (Cytheridae, Darwinulidae) и вторая пара грудных ног также ходильные, но у Cypridae и у всех представителей морского подотряда Myodocopa задние грудные ножки загнуты на спинную сторону и приспособлены для очистки мантийной полости: они удаляют попавшие туда мелкие посторонние частицы. Есть роды, совсем лишенные обеих пар (Polycope) или задней пары (Cytherella) грудных ножек. Задняя часть тела в большинстве случаев заканчивается хорошо развитой фуркой, принимающей участие в движении рачка.

Эти движения очень разнообразны. Многие пресноводные Cypridae могут и плавать и ползать. При ползании они цепляются щетинками задних антенн за субстрат и отталкиваются от него передними грудными ногами и фуркой; передние антенны при этом протянуты вперед и нащупывают путь (рис. 226, *Б*). Некоторые виды (Notodromas monacha, Heterocypris incongruens, Cyproides marginata) могут передвигаться брюшной стороной вверх, подвешиваясь снизу к поверхностной пленке натяжения, как это делает описанный выше ветвистоусый рачок Scapholeberis. Другие способны зарываться в грунт на глубину до 7 см. Виды, приспособленные к передвижению по поверхности грунта и растений, часто отличаются удлиненными задними антеннами и передними грудными ножками. Морские планктонные Conchoecia и Gigantocypris плавают при помощи мощных задних антенн.

Также различны и способы питания. Многие ракушковые питаются преимущественно водорослями, остатками растений и животных и органическим веществом грунта (Cytheridae, Darwinulidae, Candonidae, Cypridopsis). Среди морских видов есть хищники. В кишечнике Cypridina castanea обнаружены остатки мизид и киленогих моллюсков, в кишечнике C. norvegica — остатки

Рис. 225. Ракушковые ракообразные:
1 — Cypris pubera; *2* — Gigantocypris; *3* — Conchoecia elegans.



полихет. Планктонные ракушковые поедают других планктонных животных, в первую очередь веслоногих, но иногда и щетинкочелюстных и мелких рыб, а некоторые виды Conchoecia наряду с зоопланктоном используют и фитопланктон. Некоторые роды (морские Asterope, Cyclasterope, Cytherella, пресноводный Notodromas) — настоящие фильтраторы с соответственно устроенными ротовыми придатками. Asterope и Cyclasterope зарываются в грунт, выставляя над ним концы передних антенн, образующие отверстие в грунте, через которое проходит служащий для фильтрации ток воды.

Все ракушковые раздельнополы. Иногда наблюдается половой диморфизм: самки могут отличаться от самцов строением карапакса-раковины, глаз или задних антенн. У многих пресноводных Cypridae самки размножаются партеногенетически, а самцы вообще неизвестны. В условиях аквариума Herpetocypris reptans содержали в течение 30 лет, причем все это время происходило партеногенетическое размножение и самцы ни разу не появились. Есть виды, которые в северной части области распространения размножаются партеногенетически, а в южной встречаются и самцы и самки и наблюдается процесс оплодотворения.

Половые органы ракушковых устроены очень сложно. Одной из самых удивительных особенностей этих рачков можно считать огромные размеры их сперматозоидов, превосходящих по величине сперматозоиды всех остальных животных. Например, у ракушкового рачка Pontocypris длиной 0,7 мм длина сперматозоида достигает 6 мм, т. е. оказывается в 8 раз больше самого животного. Длина сперматозоида человека (0,062 мм) почти в 100 раз меньше, чем длина сперматозоида рачка.

Вмещающие такие гигантские сперматозоиды половые пути самцов и самок представляют собой сильно извитые каналы. Самцы имеют сложный копулятивный аппарат, при помощи которого через щель раковины вводят сперматозоиды в половое отверстие самки. Яйца оплодотворяются при выходе из полового отверстия и сначала оказываются в полости раковины, в ее задней части. Через некоторое время самка откладывает яйца на камни, поверхность грунта или на растения. Некоторые Cytheridae и Darwinulidae носят яйца под раковиной до выхода из них личинок, а у Cypridinidae под раковиной полностью формируются молодые рачки, после чего мать удаляет их наружу своими грудными ногами.

У остальных ракушковых из яйца выходит науплиус своеобразного строения. Он снабжен двустворчатой раковинкой, более короткой и сильнее суживающейся к заднему концу, чем раковинка взрослых рачков. Его задние антенны и жвалы одноветвисты, причем последние заканчиваются

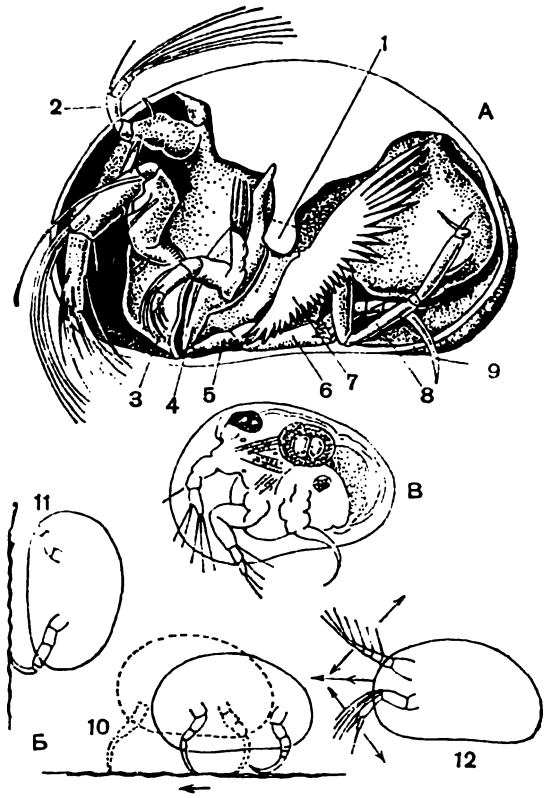


Рис. 226. Ракушковые ракообразные:
А — строение Cypridopsis vidua; *Б* — движение Cypris; *В* — науплиус; *1* — мускул-замыкатель раковины; *2* — передняя антенна; *3* — верхняя губа; *4* — жвала; *5* — передняя челюсть; *6* — задняя челюсть; *7* — наружная ветвь передней челюсти; *8* — задняя грудная нога; *9* — передняя грудная нога; *10* — ползание по дну; *11* — ползание по растениям; *12* — плавание.

длинным когтем. Науплиус может не только хорошо плавать, но и ползать при помощи задних антенн и жвал. Личинка линяет, постепенно приобретает недостающие конечности и превращается во взрослого рачка. У пресноводных видов продолжительность личиночного развития колеблется от 5 недель до 4 месяцев. В отличие от других ракообразных взрослые ракушковые не линяют. Длительность их жизни различна у разных видов. Пресноводные виды, науплиусы которых вылупляются из перезимовавших яиц, живут обычно не более 4 месяцев, виды семейства Candonidae — 9 и более месяцев, а морской Philomedes globosus — не менее $2^1/_2$ лет.

ПОДКЛАСС ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA)

Основные признаки видов подкласса — постоянное число грудных и брюшных сегментов, а также присутствие брюшных конечностей. Грудь состоит из 8, а брюшко из 6 или 7 сегментов и

заканчивается тельсоном. Нередко передний или несколько передних грудных сегментов срастаются с головой и их конечности превращаются в ногочелюсти. Иногда срастаются между собой или с тельсоном и брюшные сегменты. Мужские половые отверстия всегда открываются на последнем, а женские на шестом грудном сегменте. Желудок подразделен на жевательную и фильтрующую камеры. Всегда есть сильно развитая пищеварительная железа, сердце и кровеносные сосуды.

Название «высшие» не совсем точно. Если постоянство числа грудных и брюшных сегментов можно считать признаком более высокой организации, чем их непостоянство, присущее другим подклассам ракообразных, то присутствие брюшных конечностей, наоборот, говорит о меньшей специализации, чем их исчезновение, наблюдающееся у других подклассов. По всей вероятности, высшие ракообразные развивались независимо от других подклассов, каждый из которых сохранил те или иные примитивные признаки, унаследованные от общих предков.

Представители высших ракообразных, как правило, крупнее, чем рачки, относящиеся к другим подклассам. Они распространены чрезвычайно широко: населяют самые разнообразные водоемы и частично приспособились к обитанию на суше. Систематика подкласса очень сложна: он делится на надотряды, которые в свою очередь подразделяются на отряды. Таких надотрядов насчитывается пять.

НАДОТРЯД ФИЛЛОКАРИДЫ (PHYLLOCARIDA)

Этот надотряд включает единственный очень бедный видами отряд, сохраняющий признаки примитивной организации.

ОТРЯД ТОНКОПАНЦИРНЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (LEPTOSTRACA)

Тонкопанцирные ракообразные обитают исключительно в море. Бóльшая их часть встречается в прибрежной области и ведет придонный образ жизни и только один вид — Nebaliopsis typica — планктонное глубоководное животное. Известно всего 14 видов этих своеобразных рачков, но распространены они очень широко.

Карапакс тонкопанцирных имеет вид тонкой двустворчатой раковинки, покрывающей весь грудной и переднюю часть брюшного отдела рачка. С ним подвижно сочленен направленный вперед овальный пластинчатый рострум, прикрывающий сверху большие стебельчатые глаза и основания антенн. Наклоняя или приподнимая рострум, рачок регулирует силу тока воды, возбуждаемого грудными ножками и направляемого спереди назад между створками раковины.

Передняя и задняя антенны довольно длинные и богаты чувствительными щетинками. Ротовые придатки обычного строения и служат для фильтрации и размельчения пищи. Кроме того, удлиненный щупик передней челюсти очищает полость раковины от попадающих туда посторонних частиц. Грудной отдел состоит из 8 сегментов, каждый из которых снабжен парой одинаково устроенных ножек, приспособленных одновременно и для передвижения, и для дыхания, и для подачи пищи ко рту. Эти ножки пластинчатые, листовидные. Их наружные лопасти — эпи- и экзоподит — служат жабрами, а снабженная длинными щетинками более узкая и сильнее хитинизированная внутренняя лопасть — эндоподит — функционирует преимущественно как орган движения. На внутреннем крае основной части каждой ноги сидят щетинки двух типов: одни более короткие и тонкие, но более многочисленные отфильтровывают пищевые частицы, которые передаются сзади наперед другими более длинными и малочисленными щетинками.

Грудные ножки сгибаются и разгибаются последовательно. Их движения напоминают движения ног жаброногов (см. с. 296). При встречном изгибании ножек соседние пары образуют фильтрующие камеры. Вода проходит спереди назад по продольному желобку вдоль брюшной стороны тела, оставляя между фильтрующими щетинками мелкие взвешенные частицы, а затем двумя потоками расходится в стороны. Эпиподиты и частично экзоподиты ножек используют при этом растворенный в воде кислород, но, кроме того, он усваивается и тонкими покровами внутренней стенки раковины. Даже когда рачки неподвижно сидят на грунте, их ножки продолжают совершать ритмичные взмахи. Только при зарывании в грунт, когда рострум загибается вниз и закрывает спереди вход в раковину, работа грудных ножек прекращается.

В состав длинного цилиндрического брюшка входит 7 сегментов. Из них 4 передних несут длинные двуветвистые ножки, богатые щетинками и служащие для плавания. Ножки следующих 2 сегментов короткие, редуцированные, а последний брюшной сегмент совсем лишен конечностей. За ним следует удлиненный тельсон с двумя длинными ветвями фурки.

Самцы по внешнему виду и поведению несколько отличаются от самок. Их раковинка у́же, брюшной отдел с тельсоном относительно головы и груди длиннее, глаза крупнее, а число чувствительных щетинок на передних антеннах гораздо больше. У донных видов самцы быстрее и более продолжительное время, чем самки, плавают

над дном, сильно взмахивая передними брюшными ножками, и активно отыскивают менее подвижных самок.

Самки носят откладываемые яйца на себе, удерживая их щетинками внутренних краев задних грудных ножек. Из яиц выходят молодые, еще не вполне сформировавшиеся рачки, первое время остающиеся на ножках матери. После двух линек они переходят к самостоятельному существованию. Только Nebaliopsis выметывает яйца в воду и имеет планктонную личинку.

Из немногочисленных видов тонкопанцирных наиболее широко распространена Nebalia bipes, длиною 6—11 мм, живущая у нас в Баренцевом море, в дальневосточных морях, а также почти во всем Мировом океане, избегая опресненных его частей. Она встречается близ берегов, на глубине от 10 до 400 м, среди водорослей, между камнями и т. д. Рачки иногда часами лежат на дне, фильтруя мелкую взвесь или поедая более крупные частицы (остатки растений и животных), которые они находят при помощи антенн и щупиков жвал. Иногда они зарываются в мягкий ил, орудуя при этом ложкообразным рострумом. Тело рачка может круто изгибаться на брюшную сторону так, что тельсон касается конца рострума. Это, по-видимому, защитная реакция.

Совсем иной образ жизни ведет самый крупный (длиной до 49 мм) представитель тонкопанцирных — Nebaliopsis typica. Он обитает в толще воды на больших глубинах почти во всем Мировом океане, в том числе в Беринговом море. Взрослые половозрелые особи попадаются только на глубине более 4—5 км и лишь в Беринговом море поднимаются на глубину менее 200 м, молодые могут жить и на меньшей глубине. По мере роста рачки опускаются все глубже и глубже и могут размножаться только на огромных глубинах. Кишечник N. typica устроен весьма своеобразно. Его передний отдел снабжен выростом, который может очень сильно растягиваться, что позволяет рачку заглатывать крупную пищу.

В растянутом кишечном мешке Nebaliopsis нашли крупный комок, представлявший, как предполагают, желток икринки какой-то глубоководной рыбы. При крайней бедности пищевых ресурсов больших океанических глубин способность заглатывать сразу большое количество пищи очень важна, поскольку подобный счастливый случай представляется не часто и его следует использовать в полной мере. Однако Nebaliopsis может питаться и фильтруя мелкую взвесь при помощи щетинок максилл и первой пары грудных ног.

В 1985 г. в двух морских пещерах островов Кайкос (Багамские острова) обнаружен первый подземный вид тонкопанцирных — слепая непигментированная Speonebalia cannoni.

Тонкопанцирные ракообразные, сохраняющие многие примитивные признаки, — очень древняя

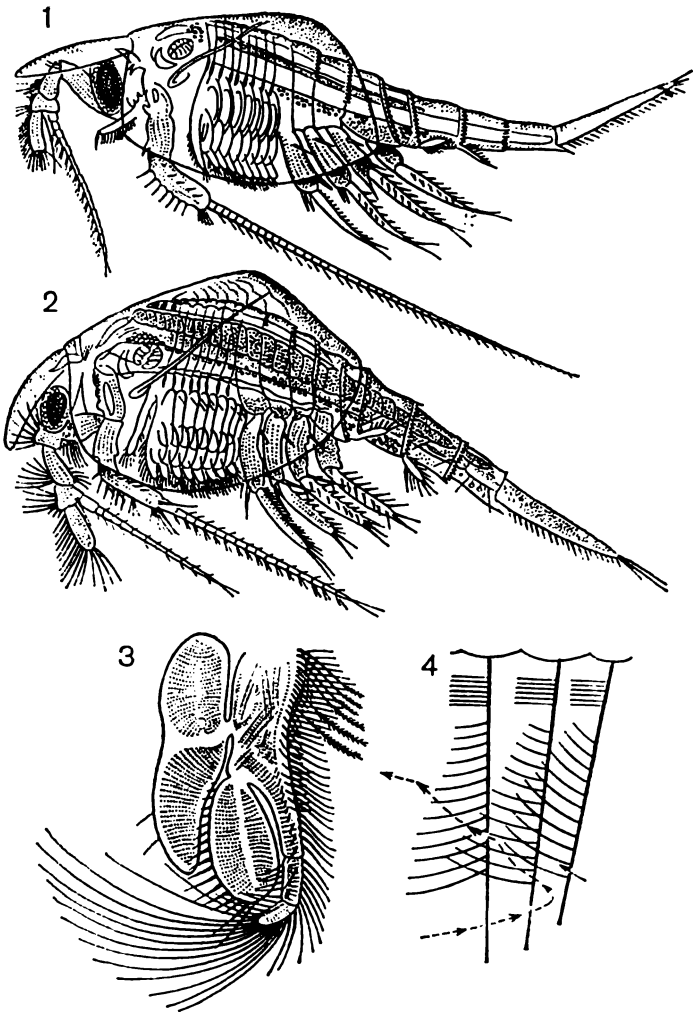


Рис. 227. Nebalia bipes:
1 — самец; *2* — самка; *3* — грудная ножка; *4* — схематичный продольный разрез через три грудные ножки (стрелками обозначен путь пищевых частиц ко рту).

группа животных. Их ископаемые остатки известны с нижнего кембрия. Ископаемые виды относятся примерно к 50, в то время как современные — всего к 6 родам.

НАДОТРЯД СИНКАРИДЫ (SYNCARIDA)

Этот надотряд также характеризуется примитивностью организации и глубокой древностью. Замечательно, что сначала были открыты его ископаемые представители (в каменноугольных отложениях) и только через 40 лет были найдены ныне живущие.

Все современные Syncarida обитают в пресной воде. Они населяют высокогорные озера и ручьи Тасмании и подземные воды юго-восточной части Австралии, а также подземные воды других материков, за исключением Северной Америки.

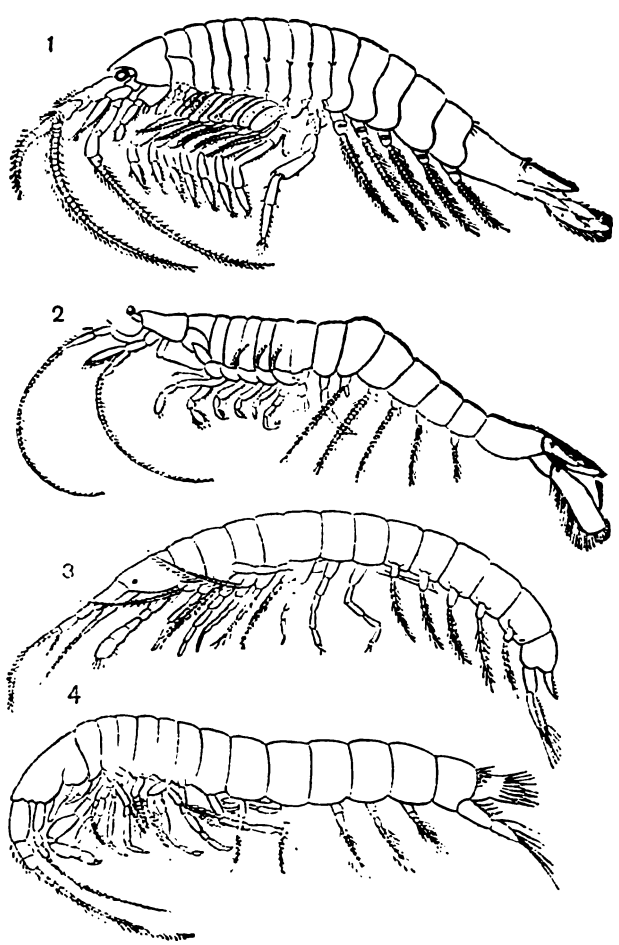
В отличие от тонкопанцирных они полностью лишены карапакса. Все грудные и брюшные сегменты синкарид имеют сходное строение и приблизительно одинаковые размеры. Грудные ножки двуветвисты. Конечности последнего брюшного сегмента преобразованы в рулевые ноги — так называемые у р о п о д ы. Левая и правая жвалы симметричны. Самки откладывают яйца в воду.

Надотряд включает 3 отряда — Anaspidacea, Bathynellacea и Stygocaridacea.

ОТРЯД АНАСПИДОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (ANASPIDACEA)

Ныне живущие представители анаспидовых принадлежат всего к 8 видам. Они обитают только в высокогорных озерах и ручьях Тасмании, и лишь один из них живет в грунтовых водах близ г. Мельбурна в Австралии. В палеозойское время анаспидовые были распространены гораздо шире. Их ископаемые остатки найдены во многих местах Европы и Северной Америки, причем древнейшие из этих ракообразных были морскими животными. Современные виды можно считать последними остатками древней, некогда процветавшей группы, дожившими до наших дней в очень ограниченной области, в водоемах, где нет или очень мало их конкурентов и врагов.

Рис. 228. Анаспидовые:
1 — Anaspides tasmaniae; *2* — Paranaspides lacustris; *3* — Koonunga kursor; *4* — Micraspides calmani.



На голове этих рачков находятся стебельчатые (у Anaspides и Paranaspides) или сидячие (у Koonunga) глаза, отсутствующие у подземного Micraspides. Антенны довольно длинные. В основном членике передней антенны расположен орган равновесия — статоцист, весьма своеобразно устроенный. В нем нет статолита, как это обычно бывает, но на его стенках сидят булавовидные щетинки, утолщенные концы которых сгибаются под действием земного притяжения.

Передний грудной сегмент срастается с головой, однако его конечности сохраняют характер ходильных. Только у Koonunga они приспособлены к рытью грунта, а у остальных родов имеют такое же строение, как последующие, если не считать присутствия внутренних выростов, участвующих в подаче пищи ко рту. Грудные ножки при основании снабжены тонкостенными наружными выростами — эпиподитами, выполняющими функцию жабр. На передних 6—7 парах грудных ножек есть и наружные ветви — экзоподиты. Они совершают беспрерывные взмахи (у Anaspides 100, а у Paranaspides 250—300 раз в 1 мин), благодаря чему жабры все время омываются свежей водой. Две передние пары брюшных ножек самцов преобразованы в копулятивный аппарат. Они имеют вид трубок и направлены вперед. Следующие три пары снабжены сильно развитой многочлениковой, богатой щетинками наружной и короткой, иногда совсем отсутствующей внутренней ветвью. При помощи наружных ветвей этих ножек Anaspides и Paranaspides могут некоторое время плавать, держась спинной стороной вверх. Последние брюшные ножки — уроподы — пластинчатые, направлены назад и вместе с тельсоном составляют хвостовой веер. Резко изгибая тело и отталкиваясь хвостовым веером от воды, рачки способны передвигаться скачками задним концом вперед.

Самка Anaspides откладывает крупные (диаметром около 1 мм) яйца на поверхность водных растений или на другие подводные предметы. Из яиц выходят молодые рачки длиной 2,7 мм, отличающиеся от взрослых недоразвитыми стебельчатыми глазами, вместо которых имеется непарный глаз, отсутствием внутренних ветвей передних брюшных конечностей и расщепленным на конце тельсоном, задне-боковые отростки которого напоминают ветви фурки других ракообразных. После нескольких линек молодые рачки становятся вполне подобными взрослым.

Анаспидовые всеядны, они поедают донные водоросли, бактерии, органическое вещество грунта, который они взмучивают грудными ножками и отфильтровывают задними челюстями. Эти рач-

ки могут захватывать и сравнительно крупную добычу, например червей, нападать на ослабленных особей своего вида.

Anaspides tasmaniae — самый крупный представитель отряда, достигающий длины 5 см, живет преимущественно в ручьях и мелких речках нагорного плато Тасмании, встречен и в водоемах пещер острова. В озерах, реках и ручьях Тасмании обнаружено еще 5 более мелких видов, среди которых два вида — Allanaspides hickmani и Micraspides calmani — найдены в норках речных раков. Последний вид, длиной около 8 мм, лишен глаз и обитает также в полостях торфяника. В Австралии пока обнаружено два вида — Psammaspides williamsi в интерстициали ручья в Новом Южном Уэльсе и зарывающийся в грунт Koonunga cursor в реке близ Мельбурна и в водоемах штата Виктория. Последний вид найден и в Тасмании.

Изучение физико-химических условий водоемов, населенных этими рачками, показало, что они выносят довольно значительные колебания температуры, различное содержание в воде кислорода и разный химический состав ее. Очевидно, ограниченность области их распространения объясняется не какими-нибудь особыми, присущими ей физико-химическими условиями, а геологической историей, позволившей сохраниться только здесь — в водоемах Тасмании и Австралии — представителям древней группы анаспидовых, которые по праву могут быть названы «живыми ископаемыми». Анаспидовые в ископаемом состоянии известны начиная с девона (около 30 видов).

ОТРЯД БАТИНЕЛЛИЕВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (BATHYNELLACEA)

Не только капиллярные, пропитанные соленой водой ходы морских пляжей населены специально приспособленными к жизни в таких условиях ракообразными — гарпактицидами и мистакокаридами. На значительном удалении от моря на обширных пространствах суши, особенно там, где имеются отложения известняка, под сравнительно тонким слоем почвы циркулируют подземные воды. Они пропитывают горные породы, протекают через узкие пространства между частицами грунта, заполняют колодцы и образуют водоемы в глубине известковых пещер. В этих водах также обитает своеобразное население, в том числе некоторые ракообразные. Наиболее характерными из них следует считать представителей отряда Bathynellacea.

Микроскопические размеры (обычно до 2 мм, Baicalobathynella magna до 5,4 мм), тонкое червеобразное тело и короткие конечности позволяют этим рачкам пробираться по узким подземным ходам и проползать между частицами грунта.

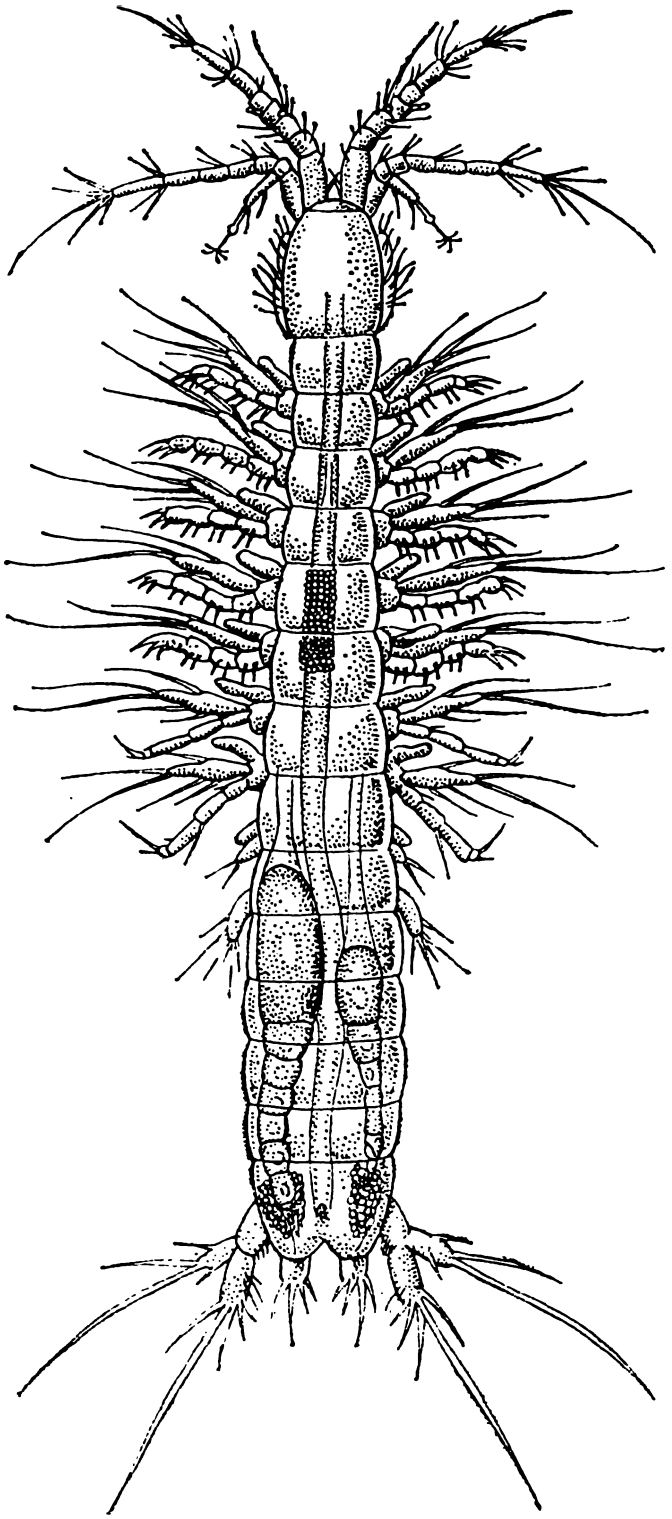


Рис. 229. Bathynella natans.

Вместе с грунтовыми водами они проникают в колодцы, пещерные водоемы, а иногда и в придонные слои воды крупных озер и живут и в таких условиях, в том случае если температура воды достаточно низка. Первый представитель Bathynellacea — Bathynella natans — был обнаружен чешским зоологом В. Вейдовским в колодце

в Праге в 1886 г., а затем в течение 28 лет никому не удавалось находить этих рачков. Впоследствии, после того как методы исследования подземных вод были усовершенствованы, Bathynellacea были открыты во многих странах и оказались очень широко распространенными. Теперь они известны из ряда мест Европы, Африки, Мадагаскара, Азии (исключая северную часть), Японии, Новой Зеландии, Австралии, Северной (США) и Южной Америки. В СССР их нашли в пещерах Кавказа, в колодцах близ Дона, в озере Байкал, в пещерах Средней Азии и Дальнего Востока. Всего известно 72 вида и подвида Bathynellacea.

Тело Bathynellacea удлиненное, цилиндрическое. В связи с подземным образом жизни глаза отсутствуют. Антенны довольно короткие, с многочисленными чувствительными щетинками. Все 8 грудных сегментов свободные. Их конечности двуветвистые и снабжены эпиподитами, участвующими в процессе дыхания. Однако газообмен происходит, по-видимому, и через стенки тела. У самцов конечности последнего грудного сегмента сильно видоизменены и превращены в совокупительный аппарат, а у самок они могут отсутствовать. Брюшные сегменты по длине и ширине не отличаются от грудных. Последний брюшной сегмент срастается с тельсоном, на конце которого расположены фуркальные ветви. Короткие редуцированные ножки есть только на одном или двух передних брюшных сегментах, или их нет совсем, но на последнем сросшемся с тельсоном брюшном сегменте всегда имеются сильно развитые двуветвистые уроподы.

При помощи грудных ножек Bathynellacea медленно ползают по узким ходам между частицами грунта, изгибая при этом свое тело. Попав в более обширное пространство, они могут некоторое время плавать, последовательно взмахивая грудными ножками и оставляя тело выпрямленным. Однако их движения в толще воды настолько слабы, что рачки совсем не могут противостоять течению любой силы, которое легко их сносит. Обыкновенно они находятся на грунте или в самом придонном слое воды, и их удается поймать планктонной сеткой только в том случае, если она зачерпнет поверхностный слой грунта.

Размножение детально изучено у Bathynella natans. Самка откладывает на грунт поодиночке довольно крупные (диаметром 0,11 мм) по отношению к ее телу яйца. При температуре 11 °С из них через 2 месяца выходят малоподвижные личинки длиной около 0,45 мм. У личинок уже имеются антенны, все ротовые придатки и передняя пара грудных ножек, а также 10 туловищных сегментов. Они еще не питаются, используя находящиеся в их теле запасы желтка. После первой линьки добавляется вторая пара грудных ножек, еще один туловищный сегмент, а также возникают зачатки недостающих конечностей. Личинки становятся более активными и питаются самостоятельно. С каждой последующей линькой (а их до окончания превращения личинки насчитывается пять) личинки постепенно приближаются по строению к взрослым. Через 9 месяцев после рождения заканчивается формирование взрослого животного, но для достижения половозрелости самцы должны перелинять еще 4 раза, а самки 5 раз. В общем жизнь рачков при температуре 12—14 °С длится не менее 2 лет.

Развитие у разных видов характеризуется разным числом ювенильных стадий, чаще имеется 6 стадий и 1—2 дополнительных линьки, необходимых для достижения половозрелости, но у Gallobathynella coiffaiti (из пещеры Фальга, Франция) описано 11 постэмбриональных стадий.

Большинство батинеллиевых обнаружено в выходах грунтовых вод при температуре 12—14 °С. Несколько видов обитает в воде, пропитывающей песок близ берегов озер или лагун, как, например, Parabathynella caparti, найденная в песке на расстоянии 1 м от уреза воды озера Танганьика в Африке, или виды того же рода с острова Мадагаскар. Bathynella baicalensis и Baicalobathynella magna живут на значительной глубине (до 1440 м) в озере Байкал. К совершенно необычным для Bathynellacea условиям приспособились Thermobathynella adami и Th. amyxi. Первый вид населяет теплые (55 °С) подземные воды близ озера Упемба в экваториальной Африке, а второй — пропитывающие песок солоноватые воды в дельте Амазонки.

Широкое и разбросанное географическое распространение Bathynellacea при отсутствии у них покоящихся стадий и, следовательно, способности к пассивному расселению до сих пор остается нерешенной загадкой. Некоторые исследователи допускают давнее морское происхождение этих рачков, предполагая, что они сохранились в участках суши, некогда покрывавшихся морем. Одним из доводов в пользу этой гипотезы может служить нахождение Hexabathynella halophila в песке морского пляжа на юго-востоке Австралии. Во всяком случае несомненна глубокая древность этих мельчайших высших ракообразных.

ОТРЯД СТИГОКАРИДЫ (STYGOCARIDACEA)

Представители отряда Stygocaridacea по внешнему виду, размерам (длина до 8 мм) и по образу жизни напоминают Bathynellacea. Они были открыты только в 1963 г. при обследовании фауны грунтовых вод Южной Америки. Известно всего 4 рода и 7 видов Stygocaridacea.

По характеру сегментации тела этот отряд довольно резко отличается от Bathynellacea. Передний грудной сегмент Stygocaridacea полностью

срастается с головой, но задний брюшной сегмент свободный, отчлененный от тельсона. Тельсон снабжен рудиментарной фуркой. В основании передних антенн имеется орган равновесия — статоцист. Передние брюшные ножки самца преобразованы в копулятивный аппарат. У обоих видов рода Stygocaris отсутствуют наружные ветви грудных конечностей.

Все Stygocaridacea живут в интерстициальных пресных водах Аргентины, Чили, Австралии и Новой Зеландии (Южный остров), причем Parastygocaris andina и Stygocaris gemezmillasi на высоте 2000 м над уровнем моря (соответственно в Андах и Кордильерах). Биология этих рачков изучена слабо. Самка откладывает единственное яйцо, вылупившиеся ювенильные формы имеют полный набор грудных ножек.

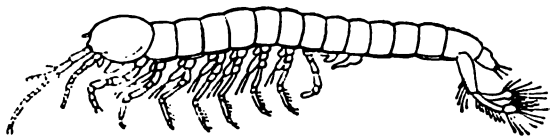


Рис. 230. Parastygocaris sp.

НАДОТРЯД ГОПЛОКАРИДЫ (HOPLOCARIDA)

Гоплокариды — крупные морские ракообразные, пять передних грудных сегментов которых срастаются с головой. Глаза стебельчатые. Короткий карапакс не покрывает трех задних грудных сегментов. Брюшко очень длинное, передние его конечности несут жаберные придатки. Самки вынашивают яйца под грудью. К этому надотряду относится всего один отряд.

ОТРЯД РОТОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ, ИЛИ РАКИ-БОГОМОЛЫ (STOMATOPODA)

На мелководьях тропических и субтропических (реже умеренных) морей, а также среди коралловых рифов, в норах или в расселинах коралловых массивов укрываются крупные (длина тела до 55 см) хищные раки. Наружу они выставляют только самый передний конец тела со стебельчатыми глазами, чувствительными антеннами и мощными ловчими ногами. Если мимо них проплывет креветка или мелкая рыба, они молниеносно выскакивают из норы и хватают жертву ловчими ногами, последний членик которых вооружен многочисленными острыми шипами и прижимается к предпоследнему, как лезвие перочинного ножа к его ручке. Пронзенная шипами жертва оказывается зажатой между последним и предпоследним члениками. По способу охоты и строению ловчих ног эти ракообразные несколько напоминают широко известных хищных насекомых — богомолов, почему они и получили название раков-богомолов. Нередко они сами оказываются добычей рыб или человека. В Средиземном и Адриатическом морях, а также в Индийском и Тихом океанах существует регулярный промысел ротоногих ракообразных, считающихся очень вкусными.

Строение их весьма своеобразно. Голова и передняя часть их грудного отдела сверху покрыты карапаксом, имеющим вид щита, лишь в малой степени защищающего бока животного. Передний край карапакса сочленен с подвижным рострумом, по бокам которого располагаются сидящие на длинных стебельках фасеточные глаза. Между ними находится науплиальный глаз. Фасеточные глаза раков-богомолов отличаются необыкновенной подвижностью. Они могут поворачиваться вслед за проплывающими мимо животными и при ловле добычи играют очень важную роль. Каждая из передних антенн состоит из длинной 3-члениковой основной части и трех жгутов. На жгутах расположены многочисленные органы химического чувства и вкуса — цилиндры и щетинки. Перед тем как схватить замеченную глазами добычу, рак пускает в ход передние антенны и только после того, как убедится в съедобности объекта, приступает к его ловле. В аквариуме рак-богомол пристально следил за привязанным к нитке шариком из пластилина, которым экспериментатор двигал перед ним, но после исследования шарика передними антеннами не делал никаких попыток его поймать. Совсем иначе рак вел себя, когда к нитке вместо пластилинового шарика привязывали кусок рыбы. Задние антенны короче передних. Их наружная ветвь преобразована в чешуйку, как у многих десятиногих ракообразных и у мизид.

Конечности пяти передних слившихся с головой и прикрытых сверху карапаксом грудных сегментов превращены в ногочелюсти. Первая из них короткая тонкая, густо покрыта щетинками и служит органом осязания. При помощи этих конечностей рак также удаляет со своего тела посторонние частицы. Остальные четыре пары замечательны тем, что их последний и предпоследний членики образуют так называемую подклешню за счет способности последнего членика пригибаться к предпоследнему. Так возникает приспособление к захватыванию добычи или, в случае необходимости, комочков грунта. Из этих конечностей особенно сильно развита передняя (т. е. вторая ногочелюсть), превосходящая остальные по размерам не менее чем вдвое, с вооруженным острыми шипами последним члеником. Именно эта пара ног и осуществляет схватывание добычи. Остальные

ные ногочелюсти передают пойманную добычу вперед, ко рту, и, кроме того, выполняют основную работу по рытью грунта при постройке нор. Все пять пар ногочелюстей лишены наружных ветвей, но несут маленькие эпиподиты, в незначительной степени участвующие в процессе дыхания.

Три задних грудных сегмента подвижно сочленены между собой и не покрыты карапаксом. Их конечности функционируют как ходильные ноги. Они имеют длинные внутренние и короткие наружные ветви и лишены эпиподитов.

Брюшной отдел длиннее головы и груди, вместе взятых. Все его 6 сегментов сильно развиты, они толще и длиннее, чем предшествующие им задние свободные грудные сегменты. Пять передних пар брюшных конечностей довольно крупные, двуветвистые, листовидные, причем обе ветви по краям снабжены многочисленными перистыми щетинками. При помощи зубцов, имеющихся на внутреннем крае основания каждой ножки, левая и правая конечности каждой пары могут соединяться между собой и производить взмах как единое целое.

Функции передних брюшных ножек весьма разнообразны. Благодаря их взмахам ротоногие плавают. Кроме того, на всех передних брюшных ножках располагаются жабры, имеющие вид тонкостенных, многократно ветвящихся придатков. Так, у обыкновенного рака-богомола Средиземного моря — Squilla mantis длиной 15 см — на брюшных ножках насчитывается в общей сложности около 10 000 жаберных придатков (основной придаток каждой из 10 ножек разветвляется на 30 вторичных ветвей, каждая из которых дает 25—30 третичных ответвлений) длиной около 1 см при диаметре 2 мм. Дыхательная поверхность всех жабр составляет огромную величину порядка 600 см². Брюшные ножки непрерывно совершают последовательные взмахи со скоростью до 60 раз в 1 мин, возбуждая таким образом ток воды, достаточный для дыхания. Когда рак сидит в норе, эти взмахи приводят к постоянной смене воды в его жилище.

Наконец, у самцов внутренние ветви первой и второй пар брюшных ножек преобразованы в копулятивный аппарат. Последняя пара брюшных ножек — уроподы — плоские, сильно хитинизированные и направлены назад, располагаясь по бокам крупного лопатообразного тельсона. Его задний конец снабжен зубцами, а спинная поверхность — различными килями и буграми. Продольные кили есть и на поверхности брюшных сегментов. Они устроены так, что вода поступает в нору при движении брюшных ножек определенным образом направленными струями.

Большинство ротоногих роет норы в морском грунте. Мелкие виды родов Gonodactylus и Coronida прячутся в расселинах и щелях между ветвями кораллов, а мелкий (длиной 2,7 см) Lysiosquilla vicina использует для жилья норы Balanoglossus, причем оба животных обитают в одной норе, по-видимому не мешая друг другу.

Раки-богомолы зарываются в грунт передним концом тела, орудуя рострумом и ногочелюстями и выбрасывая грунт из норы брюхом, тельсоном и уроподами.

Готовая нора обычно имеет два выхода, и вода, направляемая взмахами передних брюшных ножек, свободно протекает через нее. Норы Lysiosquilla excavathrix достигают глубины 1 м, Squilla mantis обычно зарывается на глубину около 15 см. Squilla empusa у северной границы своего ареала роет норы двух типов — летние и зимние. Летние норы с двумя выходами в плане напоминают букву Z. Глубина таких нор около 0,5 м, а длина 2 м. Зимние норы с одним выходом, имеют вид колодца и уходят на глубину до 4 м. В таких норах зимой температура выше, чем в придонном слое воды, на 0,9—2,8 °С. Известны виды раков-богомолов, у которых длина ходов достигает 6 м.

Бо́льшую часть времени ротоногие проводят в норах. Вылезая наружу, они ползают по поверхности грунта при помощи задних грудных ног, а также ловчих ногочелюстей, которые при этом сгибаются и на которые рак опирается, как на костыли. Раки могут и довольно быстро плавать. При этом они гребут передними брюшными ножками, ногочелюсти сложены и прижаты к телу, а чешуйки задних антенн, тельсон и уроподы изгибаются под разными углами и служат рулями глубины. Кроме того, животные могут передвигаться скачками вперед и назад, резко изгибая и выпрямляя тело.

Squilla mantis и, вероятно, другие виды обладают очень хорошим зрением. Лучше всего рак видит объекты, находящиеся от него на расстоянии 10 см. Доказано, что число зрительных элементов, участвующих при этом в зрении, у него такое же, как у человека, смотрящего на тот же объект с дистанции 1,2—1,5 м. Рак свободно различает на таком расстоянии креветок длиною 3—5 см, но обращает внимание преимущественно на двигающиеся объекты. Лучше всего Squilla видит при сравнительно слабом освещении (10—20, до 100 лк), соответствующем тому, которое господствует на глубине его обитания (60—100 м).

Как уже указывалось, зрение имеет важное значение при добывании пищи раками-богомолами.

Большинство этих животных охотится на других ракообразных, прежде всего на креветок, но Lysiosquilla охотно нападает также на рыб и моллюсков, а Gonodactylus поедает актиний.

Икрометание продолжается около 4 ч. При этом самки сгибают брюшко и вместе с яйцами выделяют липкий секрет, который склеивает яйца в крупные яйцевые мешки. Формирование яйцевого

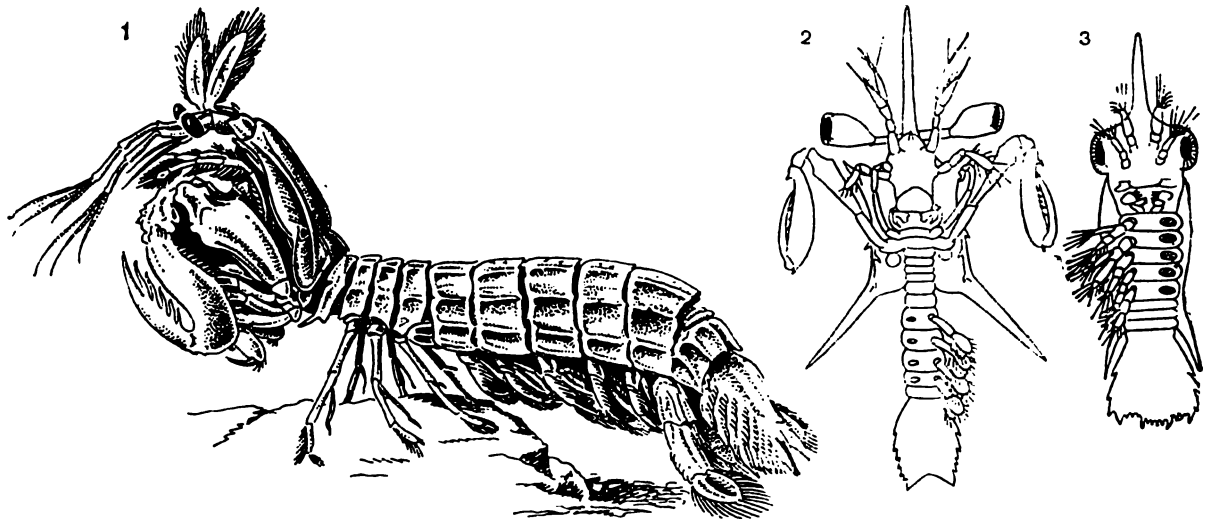


Рис. 231. Ротоногие ракообразные:
1 — Squilla oratoria в ожидании добычи; *2*, *3* — личиночные стадии (*2* — первая пелагическая стадия псевдозоэа Squilla, *3* — первая пелагическая стадия антизоэа Lysiosquilla).

мешка осуществляется главным образом тремя задними ногочелюстями. Они придают ему форму эллипса, длиной у S. mantis до 14 и шириной до 10 см. В таком мешке у этого вида содержится до 50 000 яиц, расположенных в три слоя. У мелких Gonodactylus длина мешка всего 8—14 мм. Яйцевой мешок помещается между ногочелюстями самки, и она носит его в течение 10—11 недель. В это время она не питается.

Из яиц выходят личинки, разные у разных родов. У большинства родов, в том числе у Squilla, из яйца появляется так называемая п с е в д о з о э а. Она обладает плоским карапаксом с длинным рострумом и с двумя парами длинных шипов на переднем и заднем краях, стебельчатыми глазами, сформированными головными придатками и двумя передними парами ногочелюстей, из которых вторая уже имеет характерное строение ловчих ног. Брюшные сегменты также хорошо развиты, за исключением последнего, еще слитого с тельсоном, и несут плавательные ножки (рис. 231, *2*). Псевдозоэа сначала живет на дне, но после двух линек, происходящих у Squilla в течение 2—3 дней, при длине 2—2,5 мм переходит к планктонному существованию. В толще воды она линяет еще 4 раза и превращается в стадию с и н з о э а длиною 8 мм, у которой развиты все грудные конечности и которая и по другим признакам более сходна с взрослыми раками-богомолами. Однако синзоэа также плавает в толще воды и, только перелиняв еще 4 раза, опускается на дно и дает начало маленькому ротоногому рачку.

У родов Lysiosquilla и Coronida личиночное развитие начинается с планктонной стадии а н т и з о э а. В отличие от псевдозоэа ее глаза сидячие, брюшной отдел короткий и нерасчлененный, зато уже обособлены все грудные сегменты (рис. 231, *3*). Пять пар передних грудных ножек двуветвисты и служат для плавания. После пяти линек, в результате которых у личинки развиваются брюшные сегменты и недостающие конечности, антизоэа переходит в только что описанную стадию синзоэа. У Lysiosquilla в Неаполитанском заливе личиночное развитие занимает 2—3 месяца.

Личинки ротоногих вскоре после рождения начинают вести хищный образ жизни. Псевдозоэа ловит мелких животных ловчими ножками, а антизоэа сначала шипами передних челюстей; после третьей линьки у нее появляются ловчие ноги и функции добывания пищи переходят к ним. Достаточно продолжительный период планктонного существования обеспечивает разнос личинок течениями и способствует расселению раков-богомолов.

Из 300 известных видов этого отряда подавляющее большинство обитает в тропических и субтропических морях на небольшой глубине. В отдельных случаях раки-богомолы опускаются до глубины 1000 м. Как правило, они избегают сколько-нибудь значительного опреснения, но некоторые тропические виды могут обитать и в солоноватых водах, а один из них даже проникает в низовья рек на острове Тайвань. За пределами тропической и субтропической зон раки-богомолы встречаются в Средиземном и Адриатическом морях, в южной части Северного моря, у побережья штата Массачусетс (США), у острова Хоккайдо (Япония), у Южной Австралии и Южной Африки.

В морях СССР зарегистрирован всего один вид — Squilla oratoria, попадающийся в Японском море, на мелководье залива Петра Великого, на песчаных и илистых грунтах.

Ископаемые представители этого отряда известны с юры.

НАДОТРЯД ПЕРАКАРИДЫ (PERACARIDA)

Этот обширный надотряд объединяет очень различных как по внешнему виду, так и по образу жизни ракообразных; обитающих в море, в пресных водах и на суше, ползающих по дну и плавающих в толще воды, большей частью свободноживущих, но частично и паразитирующих на других животных. Однако все они обладают некоторыми общими признаками, указывающими на их родство между собой.

Голова всех перакарид срастается с одним или изредка с двумя передними грудными сегментами, конечности которых превращаются в ногочелюсти. Правая и левая жвалы устроены различно: на левой обычно есть подвижная пластинка, отсутствующая на правой. Самки вынашивают яйца под грудью в выводковой сумке, образованной направленными внутрь листовидными отростками грудных ножек (только у отряда Thermosbaenacea выводковая сумка помещается на спинной стороне тела, под карапаксом). Из яиц выходят почти вполне сформировавшиеся молодые рачки, так что настоящих личинок у перакарид нет.

К надотряду Peracarida относятся отряды мизид, кумовых, клешненосных осликов, спелеогрифовых, термосбеновых, равноногих и разноногих ракообразных.

ОТРЯД МИЗИДЫ (MYSIDACEA)

По внешнему виду мизиды несколько напоминают маленьких креветок. Тело их вытянуто в длину, глаза стебельчатые, голова и грудь покрыты цилиндрическим карапаксом, брюшко тонкое и заканчивается хвостовым веером, состоящим из пластинчатого тельсона, по краям которого расположены плоские двуветвистые уроподы. Подобно креветкам они плавают у дна или в толще воды.

Однако при более внимательном рассмотрении мизид нетрудно заметить их важные отличия от креветок. Карапакс мизид срастается не больше чем с 3—4 передними, а не со всеми грудными сегментами. Над задними грудными сегментами он просто нависает. У мизид всего одна пара ногочелюстей, да и то очень слабо специализированных, а не три, как у креветок, клешней, как правило, нет. Самки мизид вынашивают яйца под грудью в выводковой сумке, а не на брюшных ножках, как креветки. По-разному устроены и жвалы обеих групп ракообразных. Трудно сомневаться в том, что мизиды и креветки приобрели общий облик независимо друг от друга. Это объясняется их сходным способом передвижения.

Мизиды распространены чрезвычайно широко. Всего их известно 765 видов. Они обитают во всех морях и океанах, как у дна, так и в толще воды. Некоторые виды проникают из морей в реки, причем поднимаются по ним очень высоко. Каспийские и азовско-черноморские мизиды заселили не только Волгу, Днепр, Дон, Донец и их притоки, но и водохранилища, построенные на этих реках. Есть и чисто пресноводные виды, как, например, обычная в крупных озерах северной части Европы и Америки Mysis relicta. Несколько своеобразных видов открыто в пресных подземных водах.

Длина тела большинства мизид 10—20 мм, но среди глубоководных видов многие гораздо крупнее (до 37 см). Тело мелководных видов полупрозрачное, и через тонкие покровы просвечивают находящиеся в соединительной ткани крупные звездчатые клетки — хроматофоры, заполненные темным пигментом. Они расположены по одной на верхней стороне брюшных сегментов и тельсона, а более мелкие разбросаны по другим частям тела. На свету или на светлом грунте зерна пигмента собираются в центре хроматофора и рачок светлеет, в темноте или на темном грунте пигмент рассеивается по всей клетке, что приводит к потемнению рачка. Эти передвижения пигмента в хроматофорах, так же как у десятиногих ракообразных (см. ниже), регулируются деятельностью находящихся в глазных стебельках органов внутренней секреции. Глубоководные мизиды, как правило, лишены хроматофоров и окрашены в красный цвет.

Карапакс мизид обычно гладкий, без выростов, с коротким рострумом или без него, и только у видов глубоководного рода Gnathophausia снабжен длинным рострумом, продольными килями и оттянутыми в шипы задне-боковыми углами (рис. 232, *3*). Стебельчатые глаза с многочисленными фасетками, но у многих глубоководных и пещерных видов фасетки и пигмент отсутствуют, а у глубоководного рода Pseudomma оба сложных глаза срастаются между собой, образуя единую пластинку. Передняя и задняя антенны очень длинные. Передняя антенна с двумя жгутами, богатыми чувствительными щетинками и цилиндрами, а у самцов между обоими жгутами находится специальный чувствительный придаток, помогающий отыскивать самок. Наружная ветвь задней антенны превращена в чешуйку, а внутренняя имеет вид длинного жгута. Из ротовых придатков наибольший интерес представляют передние челюсти: их наружная ветвь преобразована в широкую пластинку, движения которой обеспечивают смену воды под краем карапакса, что необходимо для процесса дыхания. Внутренние лопасти обеих челюстей и щупик задней челюсти снабжены многочисленными щетинками и, пригибаясь друг к другу, образуют фильтрующую камеру, ограниченную спереди большой верхней губой. Большинство мизид питается отфильтро-

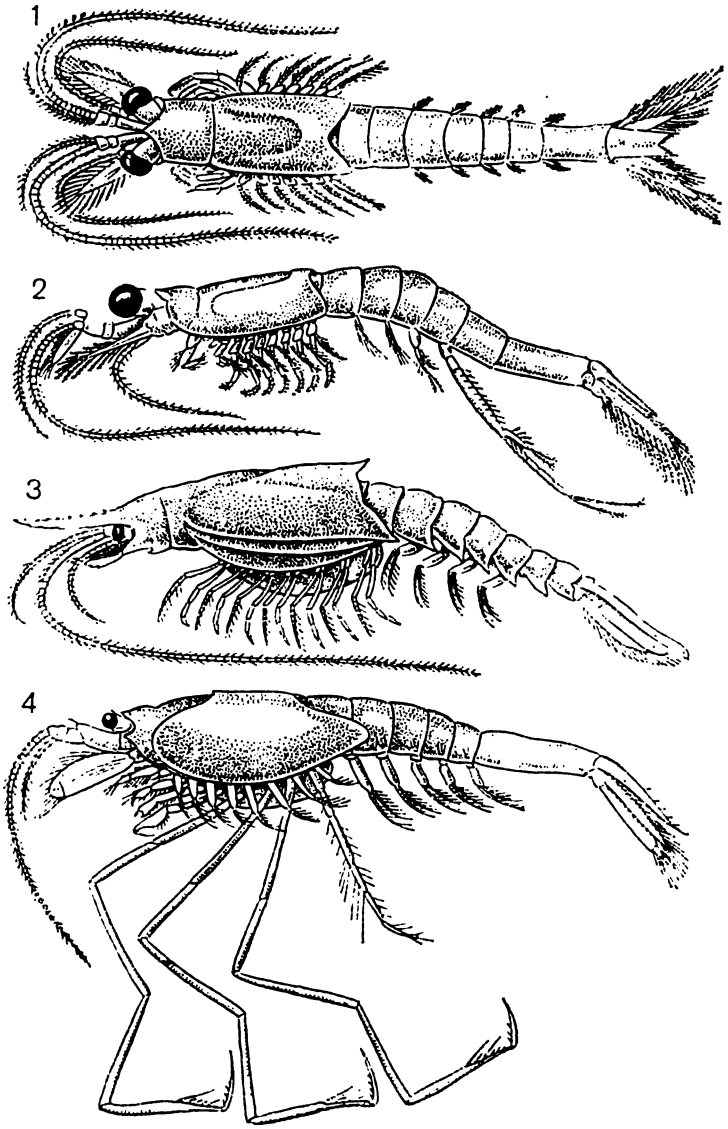


Рис. 232. Мизиды:
1, 2 — самка и самец Mysis relicta; *3* — Gnathophausia gigas; *4* — Eucopia unguiculata.

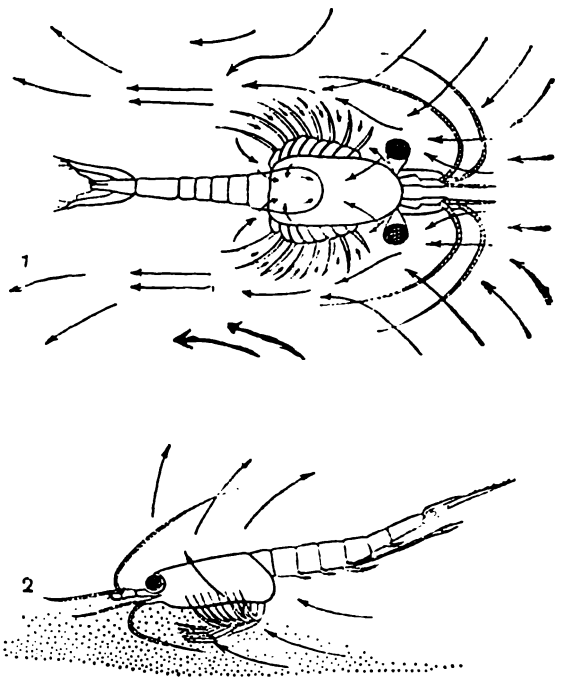


Рис. 233. Токи воды, возбуждаемые Hemimysis lamornae:
1 — при плавании; *2* — при опускании на дно.

вывая мелкие взвешенные в воде частицы, но, кроме того, в случаях низкой концентрации взвеси мизиды могут собирать детрит с поверхности грунта. Они могут захватывать и крупные куски отмерших растений и животных и даже трупы себе подобных, которые они разрывают и размельчают жвалами.

Все 8 пар грудных ножек снабжены наружными ветвями — экзоподитами. Передняя из них — ногочелюсть — отличается от остальных меньшими размерами и присутствием внутренних лопастей при основании. Она принимает участие в процессе фильтрации и захватывания пищевых частиц. Остальные служат для передвижения. Их экзоподиты совершают взмахи, благодаря которым по бокам тела рачка возникают два круговорота воды, проталкивающие животное вперед (рис. 233). Перебирая внутренними ветвями грудных ножек, мизиды ползают по дну. У некоторых видов часть этих внутренних ветвей расширена и приспособлена для рытья грунта. Такие виды могут очень быстро зарываться в поверхностный слой грунта. У представителей подотряда Lophogastrina на основных частях грудных ножек находятся разветвленные жабры (эпиподиты), остальные многочисленные мизиды, относящиеся к другому подотряду — Mysina [1], лишены жабр; газообмен у них совершается через тонкие стенки карапакса, в полостях которых циркулирует кровь. Некоторые хищные глубоководные мизиды имеют длинные ловчие ноги, приспособленные для захватывания других животных. У половозрелых самок всех мизид к основаниям грудных ножек прикреплены направленные внутрь пластинки (оостегиты), образующие выводковую сумку.

Длинный и тонкий брюшной отдел мизид состоит из 6 цилиндрических, очень подвижных друг по отношению к другу сегментов, из которых последний самый крупный. У рода Gnathophausia на нем ясно заметен поперечный шов, свидетельствующий о том, что этот сегмент двойной, пред-

[1] Ю. Г. Чиндонова выделены еще два новых подотряда мизид — Petalophthalmina и Stygiomysina.

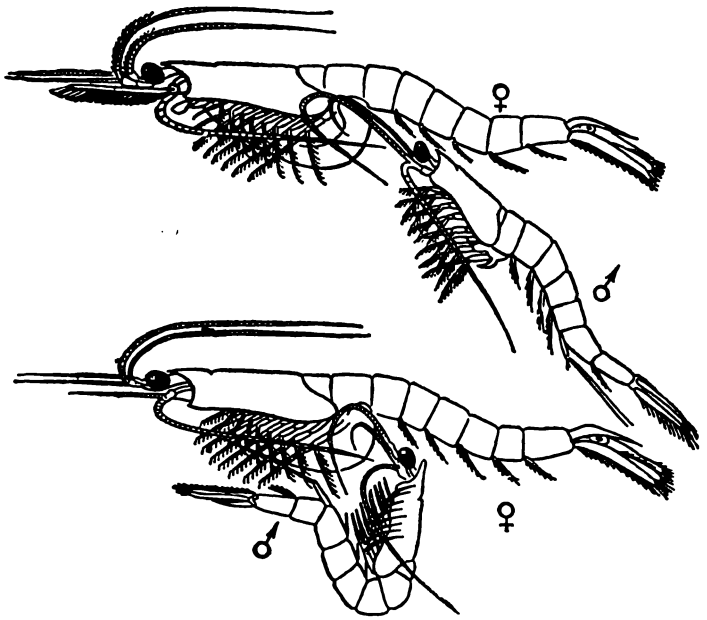


Рис. 234. Спаривание Praunus flexuosus.

ставляющий результат слияния шестого и седьмого сегментов. Действительно, у эмбрионов мизид шестой и седьмой брюшные сегменты самостоятельны и срастаются только на поздних стадиях развития. Очевидно, некогда мизиды имели 7 брюшных сегментов подобно тонкопанцирным (см. выше).

У всех мизид хорошо развиты конечности шестого брюшного сегмента — уроподы. Они двуветвистые, плоские и расположены по бокам крупного пластинчатого тельсона, образуя вместе с ним хвостовой веер. В основании внутренней ветви уропод у многих видов мизид находится орган равновесия — статоцист. На стенках полости статоциста расположены чувствительные щетинки (у Praunus около 60), на которые опирается статолит, состоящий из органического вещества и известковых наслоений. Он давит на те или иные чувствительные щетинки, и рачок, ощущая это давление, повертывает свое тело так, чтобы его спинная сторона была обращена вверх. Конечности передних пяти брюшных сегментов хорошо развиты только у Lophogastrina и рода Boreomysis, у которых они служат основным органом плавания. У остальных мизид они в той или иной степени редуцированы, особенно у самок. У самцов одна из них (часто четвертая пара) имеет удлиненную ветвь, помогающую при оплодотворении яиц.

Спаривание мизид происходит ночью. Оно наблюдалось лишь у немногих видов. Самцы при помощи химического чувства отыскивают недавно слинявших самок и плавают под ними брюшной стороной вверх. Приблизившись к самке, самец Mesopodopsis просто выпускает сперматозоиды в воду, а затем направляет их удлиненными внутренними ветвями четвертых брюшных ножек в выводковую камеру самки. Самец Hemimysis и Praunus схватывает самку на 1—2 секунды внутренними ветвями грудных ножек и вводит сперму в ее выводковую сумку при помощи трубкообразных отростков последнего грудного сегмента, в которые открываются его семяпроводы. Такой способ спаривания, не связанный с необходимостью длительно удерживать самку, объясняет одну своеобразную особенность мизид: в отличие от большинства других высших ракообразных их самцы мельче и слабее самок.

Через 20—30 мин после проникновения спермы в выводковую сумку самка откладывает туда же яйца. Число яиц различно у разных видов и зависит от размера, т. е. от возраста самки. Так, самка пресноводной Mysis relicta длиной 13—15 мм откладывает 10—20 яиц, а длиной 17—21 мм — 25—40 яиц; крупные, пережившие зиму самки Neomysis vulgaris в районе города Киля носят до 55 яиц в выводковой сумке, а мелкие (10 мм) самки, родившиеся летом, всего 9 яиц. В Северном Каспии перезимовавшие самки Paramysis baeri откладывают весной в среднем 89, максимально 156 яиц.

Яйца развиваются в выводковой сумке, причем составляющие ее пластинки двигаются так, что вода в сумке все время сменяется. Вышедшие из яиц молодые рачки первое время остаются в выводковой камере матери, а окрепнув, переходят к самостоятельному существованию. Вынашивание яиц и эмбрионов у разных видов длится разное время, при высокой температуре оно заканчивается гораздо раньше, чем при низкой. В прибрежных водах Индии, близ Мадраса, при температуре воды 25—29 °С вынашивание яиц и эмбрионов Mesopodopsis indica продолжается всего 4 дня, а обитатель холодных (до 14 °С) озер Mysis relicta носит яйца и эмбрионов в течение 2—3 месяцев. В холодном Белом море у Mysis oculata, M. mixta и M. litoralis вынашивание яиц и эмбрионов растягивается на 6—7 месяцев.

Рост молоди, вышедшей из выводковой сумки матери, также зависит от температуры. В хорошо прогреваемом мелководном Северном Каспии родившиеся в мае рачки уже в июне достигают половозрелости и приступают к размножению. До наступления зимы северокаспийские мизиды успевают дать 4 поколения. За весь период размножения одна пара Paramysis baeri может произвести на свет 430 000 потомков.

Neomysis integer в Северном море дает два поколения. Родившиеся весной особи живут в течение 4—5$^1/_2$ месяцев и через 1—1$^1/_2$ месяца после рождения достигают половозрелости. За свою жизнь самки 4—6 раз откладывают яйца, правда, немногочисленные (в среднем 20 яиц). Другое поколение состоит из рачков, родившихся в конце

лета — осенью. Они перезимовывают и становятся половозрелыми только к июню следующего года, размножаются всего 3, реже 4 раза в жизни, но зато откладывают в среднем по 40 яиц. Продолжительность их жизни достигает 10—11 месяцев. Мизиды Северного Каспия живут 12—14 месяцев, а другие виды несколько дольше: пресноводная Mysis relicta и морские виды рода Praunus — до $1^1/_2$ лет, арктическая M. oculata — более 2 лет, беломорские M. litoralis, M. oculata и M. mixta — около 3 лет.

Подавляющее большинство мизид обитает в море, где они встречаются от приливо-отливной зоны до глубины 8700 м (Paramblyops в северо-западной части Тихого океана). Однако значительно бóльшая часть видов обитает на мелководье, где они показывают и наибольшую численность. К глубоководной фауне мизид принадлежат всего около 50 видов. Литоральные виды — Gastrosaccus sanctus европейских морей и Archaeomysis grebnitzkii Японского моря — на время отлива зарываются в песок, а в прилив ведут активное существование. Многие виды живут главным образом среди зарослей растений (Praunus flexuosus), другие среди камней и на жестком грунте (Neomysis integer и Siriella jaltensis в Черном и Средиземном морях).

Многие виды совершают регулярные горизонтальные и вертикальные миграции. Neomysis integer, Mesopodopsis slabberi и Praunus flexuosus осенью откочевывают от берегов, зиму проводят на сравнительно больших глубинах, а весною возвращаются на мелководье. В Рижском заливе зимой мизиды также концентрируются на глубине, а весной переходят на мелководье. При этом более теплолюбивая Neomysis vulgaris занимает глубины до 15 м, на глубине от 15 до 25 м преобладает Mysis mixta, а на большей глубине обитает холодолюбивая M. relicta.

Мигрирующие виды нередко образуют стаи или косяки. Мигрирующие стаи Neomysis integer достигают 1 км в длину и от одного до многих метров в ширину.

Многие мелководные виды днем живут на дне, а ночью поднимаются в поверхностные слои воды. Gastrosaccus sanctus зимой появляется в поверхностных слоях воды в 4 ч, а летом в 9 ч вечера, т. е. в обоих случаях в сумерки. Суточные вертикальные миграции широкого диапазона свойственны каспийским мизидам Mysis microphthalma, M. amblyops и Paramysis loxolepis. Ночью они поднимаются в поверхностный 50-метровый слой, а днем опускаются до глубины 600—750 мм. M. caspia совершает суточные вертикальные миграции между 150 и 400 м.

Значительный интерес представляют вертикальные миграции многих планктонных глубоководных мизид, не связанные со сменой дня и ночи. Крупные половозрелые особи родов Gnathophausia и Eucopia всегда встречаются только на большой глубине, а молодые, неполовозрелые особи поднимаются довольно высоко. Например, в северо-западной части Тихого океана молодь G. gigas живет на глубине до 200—500 м, а половозрелые особи обитают только на глубине 4—7 км. Очевидно, по мере роста рачки опускаются все глубже и глубже и размножение их происходит на предельной для каждого вида глубине. Там же обитает новорожденная молодь, которая потом начинает подниматься вверх. Так происходят так называемые «онтогенетические» миграции, свойственные и некоторым другим планктонным глубоководным животным, в частности рассмотренному ранее тонкопанцирному рачку Nebaliopsis typica (см. с. 345).

Мы не знаем, каким образом на глубине нескольких километров в полном мраке самцы и самки таких животных находят друг друга. Может быть, этому помогает удивительная способность Gnathophausia выбрасывать струю светящейся жидкости, вырабатываемой железами задних челюстей.

Среди глубоководных мизид некоторые также мигрируют на несколько километров, но их миграции имеют характер кормовых, а не онтогенетических. В северо-западной части Тихого океана кишечники Boreomysis plebeja, B. curtirostris и Hyperamblyops nana, пойманных на глубине 200—500 м, были набиты планктонными водорослями. В кишечнике тех же видов с глубин более 500—1000 м водоросли были в значительной степени переварены, а у особей с еще большей глубины в кишечниках удавалось обнаружить только остатки водорослей. Из этих данных следует, что рачки вынуждены подниматься в верхние слои воды, богатые фитопланктоном, заполнять им свой кишечник, а затем опускаться вниз, постепенно переваривая запасенную пищу.

Другие глубоководные, как планктонные, так и донные, мизиды — хищники. У многочисленных в толще глубинных слоев Eucopia внутренние ветви всех грудных ножек снабжены подклешнями, причем три задние пары грудных ног удлиненные и, вероятно, действуют как ловчие ноги. Есть ловчие ноги и у придонного глубоководного Petalophthalmus. Представители этих родов лишены фильтрующих щетинок на челюстях и, очевидно, могут питаться только за счет добывания других животных. Таким образом, для мизид, так же как и для веслоногих, отмечается повышение относительного количества хищников с увеличением глубины.

Среди мизид, обитающих в наших южных морях, многие способны существовать при различной солености, причем несколько видов выдерживает даже полное опреснение. Такие виды, как Paramysis ullskyi, P. lacustris, P. intermedia, P. baeri, Limnomysis benedeni и некоторые дру-

гие, распространены не только во всем Каспийском море и в опресненных участках Черного и Азовского морей, но заходят и во впадающие в них реки — Волгу, Урал, Терек, Дон, Днепр, Донец, Прут, Дунай и др. Особенно широко расселилась по речным системам P. ullskyi, поднявшаяся по Волге выше г. Андропова. Некоторые из речных мизид сильно размножились и в построенных на наших реках водохранилищах, благодаря чему улучшились условия питания обитающих там рыб. Мизид переселили в такие водохранилища и другие водоемы, куда они не могли проникнуть самостоятельно. Так, понто-каспийские мизиды Paramysis lacustris, P. intermedia, Limnomysis benedeni успешно размножились во многих водохранилищах Украины и Литвы, а также в озере Балхаш и в Аральском море и используются там в пищу промысловыми рыбами.

Не только понто-каспийские мизиды вселяются в пресные воды. В северной части Тихого океана некоторые виды рода Neomysis заходят в низовья рек и связанные с ними озера, есть такие виды и в Юго-Восточной Азии, на Зондских островах, в Австралии и т. д.

Особый интерес представляет распространение северной пресноводной мизиды Mysis relicta. Она живет в крупных холодных чистых озерах Карелии, в Ладожском и Онежском озерах, в нескольких озерах Белоруссии и Смоленской области, в устьях северных рек, в озерах на севере ГДР и ФРГ и Скандинавских стран, в некоторых озерах Канады и США. Расселение M. relicta по всем этим озерам связано с четвертичным оледенением, когда перед краем наступающего или отступающего ледника возникали огромные водоемы, фауна которых частично содержала и виды морского происхождения. Вместе с M. relicta в таких остаточных озерах обычно обитают веслоногий рачок Limnocalanus grimaldii и некоторые виды бокоплавов. M. relicta, как правило, живет при температуре не выше 14 °С, при высоком содержании кислорода в воде. Рачок совершает регулярные суточные миграции, поднимаясь ночью в поверхностные слои воды.

Мало известно об образе жизни немногих подземных мизид. Одна из них — Troglomysis vjeternicensis — найдена в большой пещере Ветреница в Югославии. Она близка к понто-каспийским видам, от которых отличается, между прочим, полной слепотой. Другие виды принадлежат к родам Stygiomysis и Lepidops. Они настолько своеобразны, что выделяются в особые семейства Stygiomysidae и Lepidopidae и даже в особый подотряд Stygiomysina. Эта филогенетически древняя группа мизид, с присущими им некоторыми примитивными чертами, должна быть причислена к древним морским вселенцам в пещеры. Другое дело — виды, принадлежащие к семейству Mysidae и проникшие в пещеры, по-видимому, сравнительно недавно. Такие виды мало отличаются от своих родичей, обитающих на литорали и в прибрежной зоне, у них, в частности, наблюдается лишь различная степень дегенерации глаз.

Всего в пещерах разных стран известно более 20 видов мизид.

Практическое значение мизид довольно велико, поскольку они служат излюбленной пищей многих рыб, в том числе промысловых. Снеток и некоторые сиги питаются преимущественно Mysis relicta, молодь судака в большом количестве поедает мизид, прежде чем перейти к потреблению рыб. Мизиды усиленно поедаются салакой в Балтийском море, кильками и некоторыми сельдями в Каспийском море, многими рыбами в наших северных и дальневосточных морях.

В некоторых странах Юго-Восточной Азии мизид охотно едят и люди. Из рачков приготовляют пасту или соус, которыми сдабривают рис. На острове Ява это кушанье носит специальное название «джембрет».

ОТРЯД КУМОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CUMACEA)

Кумовые ракообразные по некоторым особенностям организации близки к мизидам, но по образу жизни довольно резко от них отличаются. Все кумовые приспособлены к зарыванию в поверхностный слой морского грунта и лишь на короткие промежутки времени покидают грунт и плавают или ползают по его поверхности. Несмотря на сравнительно большое число относящихся к этому отряду видов (примерно 800), все они имеют сходное строение, соответствующее их сходному образу жизни. Они обитают главным образом в море, в солоноватых и пресных водах известно всего около 70 видов. Длина тела этих рачков обычно не достигает 1 см, и лишь немногие виды крупнее (до 35 мм).

Тело кумовых резко разделяется на более широкую переднюю часть, включающую голову и грудь, и тонкую заднюю часть, состоящую из брюшка и тельсона. Передняя часть тела покрыта коротким карапаксом, оставляющим свободными 5, реже меньше задних грудных сегментов. Строение карапакса весьма своеобразно. Передне-боковые его углы вытянуты вперед и сближены между собой так, что образуют часто довольно длинный так называемый «ложный рострум». За основанием ложного рострума на поверхности карапакса находится непарный глаз, состоящий из двух соприкасающихся друг с другом фасеточных глаз. Число фасеток в каждом из них очень невелико по сравнению с тем, которое свойственно другим высшим ракообразным, обычно 3—4, самое большее 11, и зрение не играет существенной роли в жизни кумовых ракообразных. Боковые края кара-

пакса сзади и с боков плотно прилегают к стенкам тела, и только по бокам от ложного рострума остаются отверстия, ведущие слева и справа в пространства между краем карапакса и стенкой тела; эти пространства представляют собой жаберные полости. Такое их строение позволяет рачку дышать, когда он сидит, зарывшись в грунт и выставив над его поверхностью только самый передний конец тела. Грунт не попадает в защищенные краями карапакса жаберные полости, а вода проникает в них через отверстия по бокам рострума. Передние антенны очень короткие, каждая с двумя жгутами, как у мизид. Задние антенны у самок также очень короткие, но у половозрелых самцов они удлинены, нередко превосходят по длине тело и богаты чувствительными щетинками. С их помощью самцы отыскивают самок. Жвалы лишены щупиков. На обеих парах челюстей с внутренней стороны находятся выросты с фильтрующими щетинками.

Три передних, покрытых карапаксом сегмента грудного отдела срастаются с головой, и их конечности превращены в ногочелюсти. Первая из них короткая, но устроена особенно сложно и выполняет несколько ответственных функций. Левая и правая ногочелюсти сцеплены воедино шипами на внутреннем крае и направлены вперед. Крупный эпиподит каждой ножки разделен на две части. Передняя из них также направлена вперед, и конец ее свернут так, что образует нечто вроде трубки; это сифон, по которому вода проходит в жаберную полость. Задняя часть направлена назад, она тонкостенная, листовидная и снабжена жаберным придатком, на котором сидят в ряд 4—12, иногда до 40 пальцевидных жаберных листочков. Задняя часть эпиподита первой ногочелюсти служит основным органом дыхания, но в дыхании участвует и внутренняя поверхность стенки карапакса. Ток воды в жаберную полость вызывается движениями пластинчатой задней части эпиподита, совершающей около 40 взмахов в 1 мин. Остальные две пары ногочелюстей гораздо длиннее и служат главным образом для захватывания пищевых частиц и передачи их вперед, к ротовому отверстию. Задняя из них снабжена многочисленными перистыми щетинками, при помощи которых она очищает жаберные полости от попадающих туда посторонних частиц.

На пяти свободных задних грудных сегментах расположено по паре ходильных ножек. Все они, обычно за исключением последней пары, помимо внутренних, имеют многочлениковые, несущие многочисленные щетинки наружные ветви, при помощи которых рачки плавают. Внутренние ветви служат для разгребания грунта, а передние, кроме того, захватывают пищевые частицы. У половозрелых самок на последней паре ногочелюстей и на трех передних ходильных ножках возникают пластинки, образующие выводковую сумку.

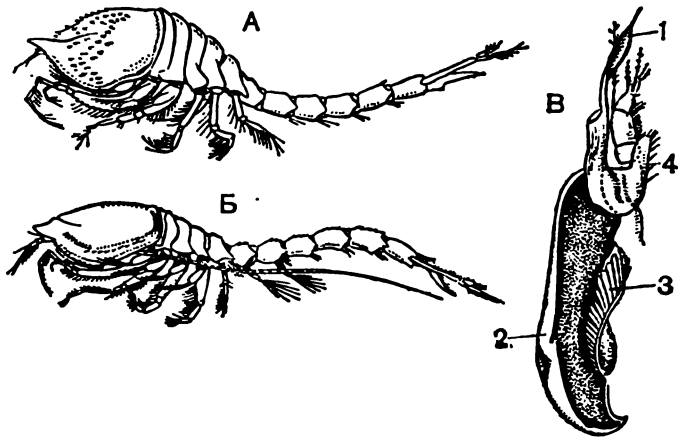


Рис. 235. Кумовые ракообразные:
А, Б — Diastylis rathkei, самка и самец; *В* — строение передней ногочелюсти; *1* — сифон; *2* — эпиподит; *3* — жаберный придаток; *4* — шипы внутреннего края.

Брюшко тонкое, длинное, цилиндрическое, и составляющие его 6 сегментов подвижно сочленены между собой. Поэтому брюшко может легко изгибаться как на спинную, так и на брюшную сторону. Передние брюшные конечности у самок отсутствуют, а у половозрелых самцов частично или полностью развиты. Они короткие, обычно двуветвистые, с длинными щетинками и служат для плавания. К последнему брюшному сегменту у обоих полов прикреплены направленные назад длинные тонкие двуветвистые уроподы. Загибая брюшко на спинную сторону, рачок может очищать ими спинную поверхность карапакса и свободных грудных сегментов. Расположенный между основаниями уропод тельсон имеет различную форму у разных видов, а у некоторых срастается с последним брюшным сегментом.

Бóльшую часть жизни, во всяком случае светлое время суток, кумовые проводят зарывшись в поверхностный слой грунта. Опускаясь на дно, рачок загибает вверх брюшко и передний конец тела и начинает разгребать грунт внутренними ветвями трех пар задних грудных ног. Им помогает изгибающееся в разные стороны брюшко. В конце концов все тело рачка погружается в грунт и только его самый передний конец оказывается на уровне поверхности. У некоторых видов над грунтом торчат и концы уропод. Изогнув брюшко на спинную сторону, рачок спокойно сидит в грунте. При помощи задних ногочелюстей и передних ходильных ног он вырывает перед ротовым отверстием воронку и приступает к питанию (рис. 236).

Виды, зарывающиеся в песчаный грунт (Lamprops, Pseudocumidae, Cumopsis и др.), удлиненными внутренними ветвями передней пары ходильных ног подгребают к ротовому отверстию, находящемуся на дне воронки, отдельные песчинки. Ногочелюсти передают их челюстям и жвалам, которые счищают с песчинок налет из водо-

рослей и бактерий, служащих пищей рачкам. Некоторые кумовые могут использовать таким образом частицы грунта, не уступающие по размерам их карапаксу. «Обработанные» частицы отбрасываются назад через голову. Другие виды, живущие на мягком илистом грунте (Diastylis, Cumella и др.), разводят в стороны внутренние ветви последних ногочелюстей и начинают пропускать ил через щетинки передних ногочелюстей и челюстей. Бактерии и находящиеся в грунте разные органические частицы поедаются, а минеральные частицы направляются вперед между основаниями передних антенн.

Вылезая из грунта, кумовые плавают; самки гребут наружными ветвями грудных ножек, а самцы, кроме того, брюшными ножками. Плаванию помогают и изгибание и распрямление брюшка. Благодаря более мощному двигательному аппарату самцы передвигаются вдвое быстрее самок. При температуре воды 12 °С самец Pseudocuma longicornis длиной 3 мм всплывает вверх со скоростью 1 м в 45 с.

Бóльшая быстрота движений самцов и их длинные богатые чувствительными органами задние антенны служат приспособлениями, позволяющими им активно отыскивать самок. Кроме того, глаза и наружные ветви грудных ног у самцов часто бывают развиты сильнее, чем у самок. Все эти признаки появляются у самцов в результате линьки, наступающей после созревания половых продуктов. Тогда же усложняется и скульптура их карапакса — конфигурация его килей, бугорков и т. д., самец приобретает брачный наряд.

Брачный наряд самок гораздо скромнее. Он выражается в появлении на задних ногочелюстях и передних грудных ногах пластинок, составляющих выводковую сумку.

Спаривание происходит в ночное или сумеречное время в толще воды, вне грунта, после линьки самки. Самец Lamprops прикрепляется к спинной стороне тела самки, держась за края ее свободных грудных сегментов своими грудными ножками, снабженными специально приспособленными для этого коготками и щетинками, а также жгутами задних антенн. Самка откладывает в выводковую сумку яйца, число которых различно у разных видов (от 3 до 200) и, кроме того, зависит от размера самки. Например, в выводковой сумке самок Diastylis rathkei длиной 10 мм насчитывается от 12 до 49 яиц, а у самок того же вида длиной 15 мм — от 85 до 102 яиц.

Яйца и выходящая из них молодь остаются продолжительное время в выводковой сумке матери, причем новорожденные рачки линяют там 3 раза. После этого они приобретают облик взрослых, но отличаются от них отсутствием задней пары грудных ножек. Такая стадия развития, свойственная и некоторым другим перакаридам (клешненосным осликам, равноногим), получила название стадии «манка». На стадии манка рачки покидают выводковую сумку матери и переходят к самостоятельному существованию. Они линяют еще раз, но остаются пока на той же стадии. У берегов Швеции Diastylis rathkei после этого линяет еще 4 раза перед тем, как после пятой линьки «надеть брачный наряд», т. е. быть готовой к размножению. Продолжительность жизни этого вида — 4 года, но многие другие кумовые живут не больше года.

Длительность пребывания яиц и молоди в выводковой сумке матери, а также межлинечных периодов зависит от температуры. При содержании D. rathkei в аквариуме при температуре 10—13 °С молодь выходила из выводковой сумки через 55—60 суток после откладки яиц, при температуре 3—8,5°С — через 76 суток, а при температуре 3,5 °С —

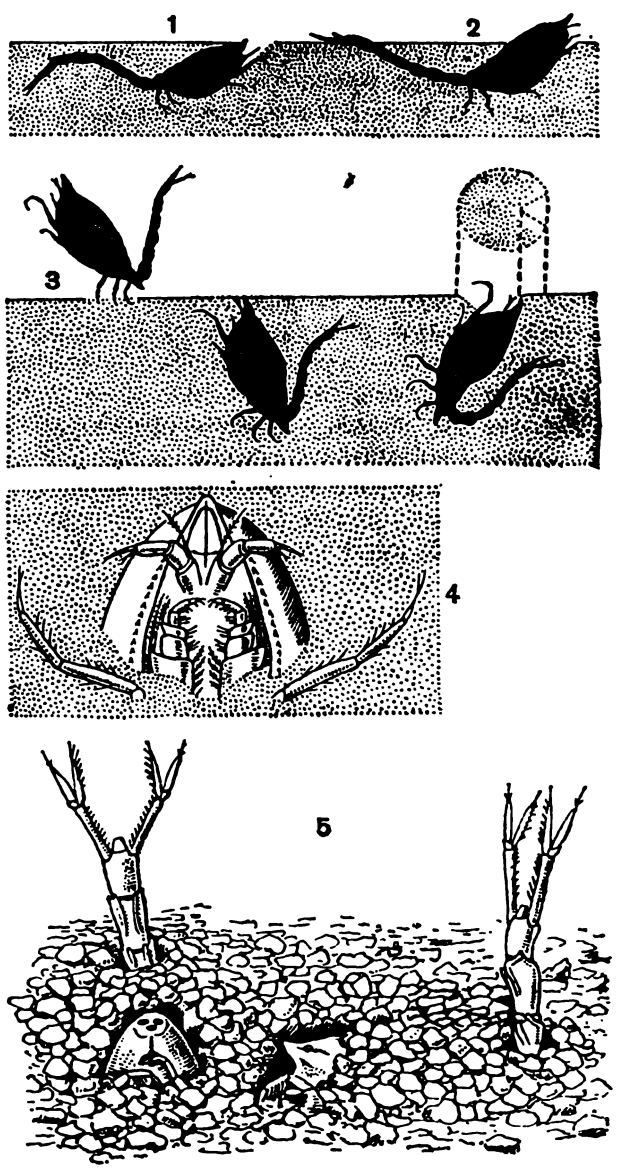


Рис. 236. Зарывание в грунт кумовых ракообразных:
1 — Iphinoe trispinosa; *2* — Leucon nasica; *3* — Diastylis rathkei; *4* — передний конец тела зарывшегося D. rathkei в момент захватывания пищи; *5* — Pterocuma pectinata.

через 90—101 сутки. При этом формирование молодых рачков происходит не одновременно и иногда первые детеныши вылупляются на две недели раньше последних.

Период размножения большинства кумовых очень растянут. В Белом море у арктических видов (Diastylis scorpioides, D. sulcata и др.) он длится с мая до октября, но бореальные виды (Lamprops fasciata, Brachydiastylis resima) размножаются только в наиболее теплое время — в июле—августе. В дальневосточных морях некоторые виды (Eudorella pacifica, Eudorellopsis integra), наоборот, размножаются в наиболее холодное время (февраль—май и сентябрь—декабрь).

Кумовые ракообразные широко распространены во всех морях и океанах. Некоторые семейства, как например Diastylidae, Leuconidae, Lampropidae, приурочены к холодным водам и встречаются только в высоких и умеренных широтах северного и южного полушарий, отсутствуя в тропиках, другие, как Bodotriidae и Nannastacidae, наоборот, приурочены к тропикам и субтропикам.

Многие виды способны жить как на малых, так и на больших глубинах. Так, Leucon fulvus и L. pallidus населяют глубины от 9—10 до 2560 м, Eudorella emarginata — от 9 до 2000 м и т. д. Однако большинство кумовых (в наших дальневосточных морях 70% известных видов) не опускается глубже материковой отмели. С другой стороны, известен один род (Makrokylindrus), объединяющий только глубоководные виды. Максимальная глубина нахождения кумовых — 6920—7657 м (Bathycuma sp., Бугенвильский желоб).

Весьма своеобразна фауна кумовых Каспийского моря. Она состоит из 17 видов, принадлежащих к семейству Pseudocumidae. Из них 6 ограничены в своем распространении Каспием, а остальные встречаются, кроме того, в опресненных частях Черного и Азовского морей. Некоторые из этих видов заходят в русла рек и поднимаются по ним вверх на 100—150 и иногда даже на 350 км от устья. Единственным чисто пресноводным видом кумовых можно считать Lamprops korroensis, обитающего в озерах и низовьях рек Охотского моря, Сахалина и Курильских островов, в заливе Де-Кастри.

Кумовые ракообразные используются в пищу многими рыбами, в частности промысловыми. В Каспийском море их поедают молодь осетровых, вобла, некоторые бычки и особенно охотно лещ, в Азовском и Черном морях — тарань, камбалы, бычки. В Баренцевом море и в дальневосточных морях они входят в состав пищи пикши, трески, камбал, морского окуня и других рыб.

Учитывая важное кормовое для рыб значение кумовых, их акклиматизируют в некоторых водохранилищах. Так, Pseudocuma cercaroides была перевезена в Днепровское водохранилище, где прижилась и размножилась.

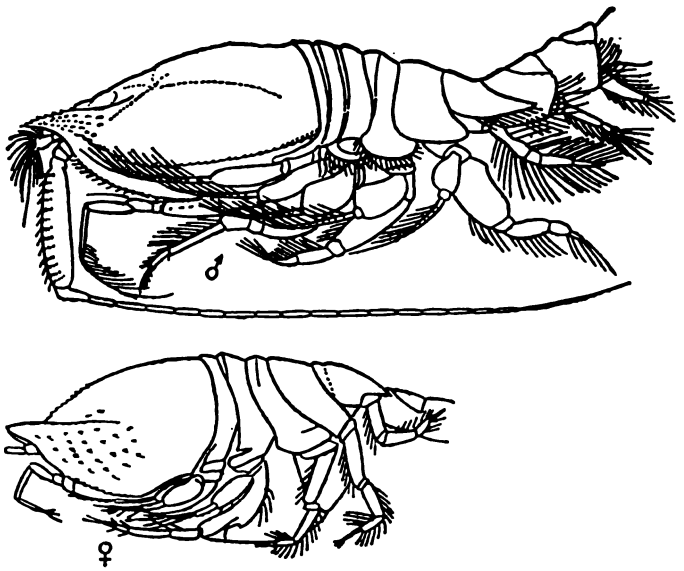
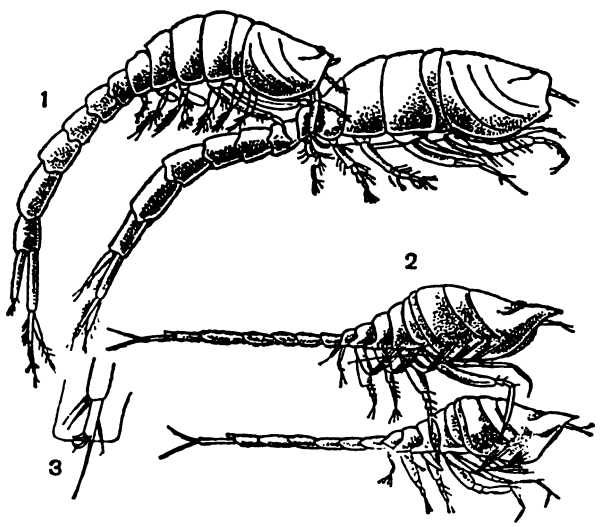


Рис. 237. Самец и самка Diastylis glabra в брачном наряде.

Рис. 238. Спаривание кумовых:
1 — Lamprops fasciata; *2* — Pseudocuma longicornis; *3* — конец второй грудной ножки самца Lamprops, закрепленный за край карапакса самки.



ОТРЯД ТАНАИДОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ, ИЛИ КЛЕШНЕНОСНЫЕ ОСЛИКИ (TANAIDACEA)

К кумовым ракообразным близки танаидовые. Этих рачков не всегда легко заметить из-за их небольших размеров и скрытного образа жизни. В среднем длина их тела составляет 2—3 мм, но многие виды имеют длину всего 1,0—1,5 мм, представителям некоторых семейств свойственны более крупные размеры (10—20 мм). Сравнительно недавно в Филиппинском глубоководном желобе и к юго-востоку от острова Минданао (Филиппины) были обнаружены своего рода гиганты для

этой группы животных — Gigantapseudes adactylus, достигающий длины 37 мм, и G. maximus — даже 75 мм.

Танаидовые широко распространены в морях и океанах, и лишь несколько видов проникли в солоноватые и пресные водоемы. Всего описано около 800 видов клешненосных осликов.

Тело рачков обычно вытянутое, более или менее цилиндрическое либо уплощенное в спинно-брюшном направлении. Короткий карапакс покрывает голову и слившиеся с ней два первых грудных сегмента. Между его боковыми частями и стенкой тела, так же как у кумовых, находятся дыхательные полости. Передний край карапакса обычно вытянут в рострум. Глаза без стебельков — сидячие, с небольшим числом фасеток, расположены на особых глазных лопастях. Эти лопасти неподвижны, не сочленены с головой и тем существенно отличаются от глазных стебельков тонкопанцирных ракообразных, мизид и десятиногих раков. Глаза хорошо развиты у мелководных видов (но далеко не у всех), среди глубоководных же форм виды с глазами очень редки. Обе пары антенн вооружены чувствующими щетинками и несут осязательную функцию. Ротовые части (жвалы и две пары челюстей) обычно хорошо развиты у самок, у самцов же многих видов они частично или даже полностью редуцируются. Такие самцы не питаются и после копуляции вскоре погибают.

Конечности первого грудного сегмента, слившегося с головой, преобразованы в ногочелюсти. Их крупные эпиподиты выполняют дыхательную функцию (своим движением создают ток воды в дыхательных полостях). Газообмен осуществляется через тонкие покровы эпиподитов, вакуолизированную ткань боковых частей карапакса и, возможно, через стенки тела, прилегающие к дыхательным полостям. Конечности второго грудного сегмента, также слившегося с головой, крупнее остальных и вооружены настоящими клешнями, за что их называют хелипедами (от греч. chela — клешня и лат. pes — нога), а самих танаидовых — клешненосными осликами. У некоторых видов родов Pagurapseudes и Synapseudes хелипеды самцов асимметричные. Остальные грудные ноги у большинства видов одинакового строения, ходильного типа и служат для передвижения по грунту. Но у ряда форм ноги третьего (первого свободного) сегмента значительно крупнее остальных, с сильно расширенными и укороченными двумя предпоследними члениками, несущими ряды шиповидных игл. Конечности такого строения служат рачкам для закапывания в грунт. Иногда (у самцов Sphyrapus) длина таких копательных ног достигает длины тела. У рачков, живущих в трубках, три последние пары грудных ног или все, кроме первой, более массивные. Передняя пара (или 3 пары) ног вытянута вперед, а остальные лежат в плоскости, перпендикулярной продольной оси тела. В этой плоскости ноги изогнуты в виде буквы v, так что их «коленки» и коготки, направленные назад, упираются в стенки трубки. Считается, что такое положение ног позволяет рачкам быстро и ловко передвигаться внутри их домика. Хелипеды и ноги третьего грудного сегмента у ряда видов с редуцированными наружными ветвями — экзоподитами.

Брюшной отдел (плеон) обычно значительно короче грудного, лишь в редких случаях достигает значительной длины. У Nematotanais mirabilis, например, брюшной отдел лишь в 1,3 раза короче грудного, а у Filitanais rebainsi почти равен ему. Как правило, 5 (реже меньше) передних его сегментов свободные, а шестой срастается с тельсоном, образуя так называемый плеотельсон. У ряда видов число свободных сегментов брюшка может уменьшаться вплоть до единственного сегмента у представителей рода Curtipleon. Брюшные ножки — плеоподы (в большинстве случаев в числе 5 пар, редко меньше) — листовидные, как правило, двуветвистые и несут часто длинные, опушенные волосками щетинки, длина которых может превышать длину самих ветвей. С помощью этих ножек танаидовые могут непродолжительное время плавать над дном, и известны случаи, когда они попадались в ловах планктонных сетей. У самцов плеоподы обычно развиты лучше, чем у самок. Самки некоторых видов лишены плеопод. Есть и такие виды, у которых брюшные ножки отсутствуют у обоих полов. К плеотельсону прикрепляется последняя пара ног — уроподы. Они могут быть палочковидными, короткими и малочлениковыми или нитевидными, длинными и многочлениковыми, одноветвистыми или двуветвистыми.

Среди танаидовых есть виды, передвигающиеся по дну с помощью ходильных ног, как например все представители глубоководного семейства Neotanaidae. Известна большая группа видов, роющих норки в грунте. К семейству Pagurapseudidae относятся клешненосные ослики, которые, подобно ракам-отшельникам, прячут свое брюшко в пустые раковины брюхоногих моллюсков. Много клешненосных осликов обитает среди зарослей водорослей, поселений гидроидов и губок. Особенно богаты танаидовыми коралловые рифы. Клешненосных осликов находят на разных видах кораллов. Например, Synapseudes acrorgae, как это видно из его видового названия, часто поселяется на широко распространенных кораллах рода Acrorga. Некоторые виды встречаются как на кораллах, так и в коралловом песке (S. menziesi).

Для кораллобионтов характерны очень мелкие размеры, огромные клешни хелипед (часто асимметричные у самцов), необычайно крепкие и, по-видимому, очень цепкие коготки грудных ног и укороченный брюшной отдел. В отличие от большинства депигментированных танаидовых, у клешненосных осликов — кораллобионтов на те-

ле и его придатках обычно имеются многочисленные пигментные пятна и полосы, чаще коричневых, красноватых и фиолетовых тонов. Глаза довольно крупные, коричневого, черного или ярко-красного цвета. У обитающих на рифах Танзании Indoapseudes brycesoni тело фарфорово-белое, глаза коричневые, а антенны золотистые, у другого вида — S. carinatoides спинная поверхность тела коричневатая, антенны и уроподы с коричневыми пятнами, основания грудных ног зеленого цвета с металлическим отливом, а коготки красные.

На рифах восточного побережья Африки найдены 3 наиболее специализированных вида танаидовых — кораллобионтов: Tanzanapseudes longiseta, T. langi и T. elegans. Тело этих рачков сильно уплощено в спинно-брюшном направлении, форма его необычна для танаидовых — сферическая или овальная, с 31—32 радиальными выростами, несущими длинные опушенные щетинки, и, как отмечает проф. М. Бэческу, напоминает звезду. Видимо, такая форма тела способствует лучшему использованию разного рода углублений и ямок в коралловом полипняке, в которые животные прячутся, а наличие многочисленных выростов со щетинками, покрытыми посторонними частицами, хорошо их маскирует.

Среди танаидовых многие виды строят защитные трубки. Длина трубки может в 4—5 раз превышать длину тела животного. Внутренняя поверхность трубки состоит из кутикулярных остатков, соединенных с фекалиями; наружная может быть построена из разного материала: из песчинок, частиц ила, диатомовых водорослей, фрагментов макрофитов (многоклеточных водорослей), раковинок фораминифер и двустворчатых моллюсков. «Строительный материал» ракам приходится выбирать из того, что оказывается у них под рукой в их микробиотопе (местообитании). При построении трубок танаидовые пользуются хелипедами, первой парой грудных ног, а часто и щупиком ногочелюстей. В 1982 г. Джонсону и Аттромандалю удалось наблюдать в аквариумах, как строит трубки Tanais grimaldii. Этих рачков собирали на скалистой литорали близ Бергена, среди зарослей известковой водоросли Corallina officinalis, и помещали в аквариумы вместе с аккуратно вырезанными кусками грунта с водорослями. При постройке трубок животные отламывали куски водорослей мощными хелипедами и переносили их на нужное место, а затем быстро надавливали на них поочередно кончиками грудных ног первой пары, в результате чего кусочки оказывались прочно склеенными. Дело в том, что в покровах грудного отдела тела танаидовых имеются особые железы, слизистый секрет которых выделяется через поры на концевых члениках последней пары грудных ног, за что эти конечности называют прядильными. Секрет выделяется в виде очень тонкой, невидимой невооруженным глазом нити, а пору удалось рассмотреть лишь под электронным микроскопом. С помощью этой же нити рачки могут прикреплять свои трубки к субстрату, причем настолько прочно, что даже сильное течение не может их оторвать. Поврежденные трубки танаидовые быстро ремонтируют. Трубки рачков, живущих в верхнем горизонте литорали, состоят в основном из кусков кораллины и совсем незаметны среди зарослей этой водоросли. У животных, обитающих в верхнем горизонте, подвергающемся длительной осушке и лишенном ковра водорослей, трубки толстые, серого цвета, что также делает их незаметными на фоне окружающего субстрата.

Рачки редко покидают свои «дома», самцы в основном с целью поиска самки («путешествующие самцы»). Трубки у самок более крепкие и длинные и более тщательно построены, чем у самцов. Но как бы небрежно ни была построена трубка у самца Leptochelia savignyi, он самоотверженно защищает свой «дом» от соперников. При приближении другого самца того же вида владелец дома начинает раскачивать переднюю часть тела из стороны в сторону, вытянув при этом вперед хелипеды с раскрытыми клешнями и тем самым демонстрируя свою силу. Но если эти позы устрашения не пугают пришельца и тот все-таки приближается к входу в трубку, владелец ее может схватить нападающего одной или обеими хелипедами поперек тела и приподнять его над своим карапаксом. В таком положении он некоторое время раскачивает врага, а затем отбрасывает его в сторону. Такие битвы могут продолжаться в течение 5—16 мин, при этом никаких увечий самцы друг другу не причиняют.

Большинство видов танаидовых питается детритом, но есть и всеядные виды. Tanais grimaldii, наряду с диатомовыми водорослями и микроскопическими эпифитами Corallina officinalis, используют в пищу даже кусочки этой известковой водоросли. Было высказано предположение о том, что таким образом рачки удовлетворяют потребности в кальции (хелипеды и карапакс сильно кальцинированы). Одна группа танаидовых (семейство Kalliapseudidae) — фильтраторы. У них на хелипедах и ротовых частях имеется много длинных, густо сидящих перистых щетинок, образующих сложный фильтр для улавливания взвешенных в воде пищевых частиц.

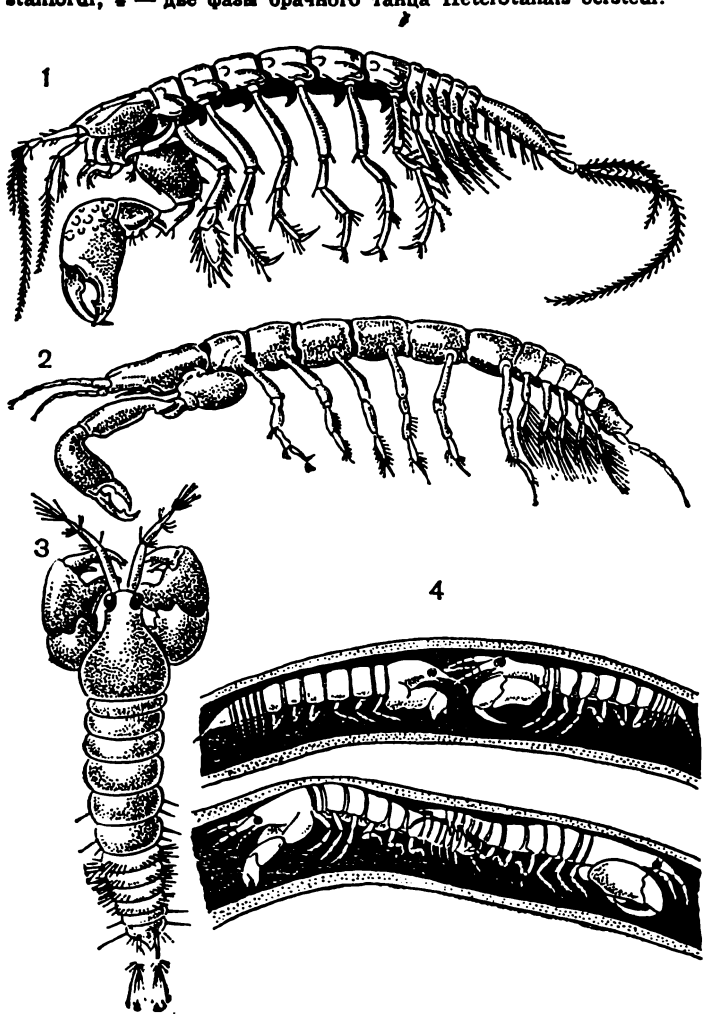
Большинство танаидовых раздельнополы, но для ряда видов известен потенциальный гермафродитизм: один и тот же вид может быть и раздельнополым, и гермафродитным. Например, у Sinelobus stanfordi гермафродитизм наблюдается только в некоторых участках его обширного ареала, в частности на Курильских островах, в то время как в других местах обитают нормальные самцы и самки этого вида. Следует отметить и такой интересный факт, как наличие гермафродитизма двух

разных типов — в виде протогинии (явления редкого для животного царства) и в виде протероандрии. При протогинии сначала достигающая половозрелости молодь превращается в самок, которые затем становятся самцами, а при протероандрии — наоборот (сначала самец, затем самка). Аквариальные наблюдения показали, что при совместном содержании самок и самцов Heterotanais stanfordi смены пола не происходит, при содержании ювенильной особи вместе с самцом из нее получается самка, если ювенильную особь подсадить к самке, то из нее вырастает самец, если же молодую особь содержать в одиночестве, то она превращается в самку.

У живущих в трубках Heterotanais oerstedi самец для оплодотворения самки проникает в ее трубку. Самка сначала пытается его вытолкнуть, но затем отступает в глубь трубки, и начинается своеобразный брачный танец, продолжающийся в течение 11 ч. При этом рачки то располагаются «лицом к лицу» и ощупывают друг друга антеннами, то поворачиваются задними концами друг к другу и соприкасаются уроподами (рис. 239). Для принятия таких поз рачкам приходится по нескольку раз переворачиваться через голову («делать кульбиты»). Наконец самец оказывается лежащим на спине, а самка — над ним. Происходит спаривание, и сперматозоиды вводятся в яйцевый мешок, который самка немедленно заполняет яйцами, а затем начинает массировать его грудными ножками, чтобы яйца и сперма распределились равномерно. Самец через несколько часов после спаривания покидает трубку, самка же плотно запечатывает входное отверстие.

Число откладываемых яиц у танаидовых невелико — у мелких видов обычно от 3 до 10, у крупного Apseudes latrellei отмечено 60 яиц. Развитие прямое, без пелагической личинки. Из яиц, как у кумовых и равноногих ракообразных, вылупляется личинка манка-I. Личинки на этой стадии неподвижны, лишены последней пары грудных ног и плеопод. После линьки они переходят в следующую стадию — манка-II, имеющую зачаточные конечности последней пары и недоразвитые плеоподы. Затем следует ряд линек, и после каждой наступает следующая стадия. Обычно различают две ювенильные и две приготовительные стадии и, наконец, рачки переходят во взрослую половозрелую стадию. Но вернемся к стадии манка-II. Личинки на этой стадии готовы покинуть выводковую сумку. У Tanais dulongii самка в последний день перед освобождением личинок из яйцевого мешка вводит в него через гонопору вещество желтого цвета, которое Джонсон и Аттромандаль рассматривают как желток. Им заполняется примерно третья часть мешка, и личинки немедленно начинают его поедать. Уже через несколько часов их прозрачные кишечники становятся желтого цвета. Снабжение личинок желтком перед выходом из яйцевого мешка — явление необычное и неизвестное для других ракообразных. Самка к этому времени уже закупорила вход в трубку, перестала питаться и приготовила для личинок «детскую комнату». Строительство «детской» происходит следующим образом: с помощью тех же нитей, которые используются при построении трубок, самка плетет сетки и ими отгораживает центральную часть трубки. Личинки протыкают выводковую сумку хелипедами и скапливаются в «детской комнате». Самка регулярно инспектирует стенки «детской» антеннами и, в случае необходимости, укрепляет их. Поскольку сети, перегораживающие трубку, засоряются, самка время от времени чистит их, двигая уроподами в спинно-брюшном направлении; при этом их многочисленные щетинки выполняют роль щеток, а ток воды, создаваемый плеоподами, помогает вымывать посторонние частицы. Первой пищей личинкам (после желтка) служат бактерии, детрит и фекалии самки, собираемые с внутренней поверхности материнской трубки. После короткого

Рис. 239. Клешненосные ослики:
1 — Apseudes spinosus; *2* — Herpotanais kirkegaardi; *3* — Sinelobus stanfordi; *4* — две фазы брачного танца Heterotanais oerstedi.



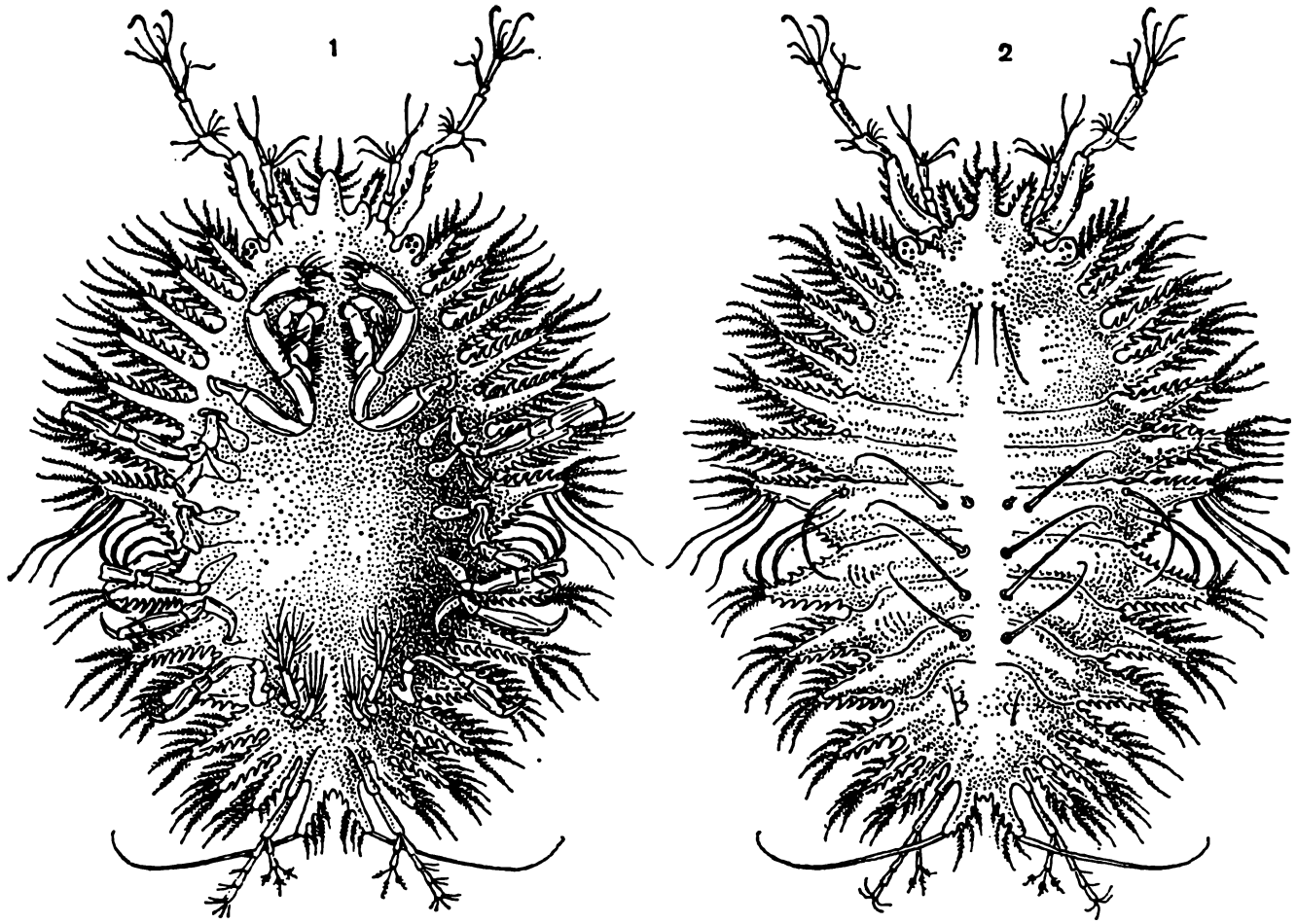


Рис. 240. Tanzanapseudes longiseta, обнаруженный на коралловом рифе Тулеар (Мадагаскар).
1 — с брюшной, *2* — со спинной стороны.

периода питания личинки покидают трубку, прорывая отверстие в ее стенке хелипедами. Ювенильные особи начинают строить собственные «дома», используя наружную поверхность материнской трубки как субстрат. Самка производит ремонт стенок своей трубки, разрывает поперечные сети, открывает входное отверстие и начинает снова питаться.

У танаидовых часто хорошо выражен половой диморфизм. Самцы обычно отличаются более мощными клешнями хелипед, более длинными антеннами с большим числом щетинок, иногда иной формой карапакса, грудных сегментов и плеотельсона, более развитыми плеоподами и т. п. У самок перед периодом размножения формируется уже упомянутая выше выводковая сумка, обычно состоящая из 4 пар пластинок (реже из одной), отходящих от основания первых четырех пар (или пятой) грудных ног. Иногда имеется пятая пара пластинок, прикрепляющаяся к основанию хелипед. Численность самок, как правило, значительно превышает таковую самцов.

Продолжительность жизни клешненосных осликов невелика: самки Pagurapseudes burgoensis живут до 15 месяцев, а самцы и того меньше — до 9 месяцев.

Tanaidacea широко распространены в морях и океанах и встречаются от Арктики до Антарктики. Они обнаружены на всех глубинах — от приливо-отливной зоны до предельных океанических глубин, являются характерным компонентом фауны многих глубоководных желобов. Как уже отмечалось, пресноводных форм среди этой группы ракообразных очень мало, все они безусловно морского происхождения.

Многим видам свойствен огромный диапазон вертикального распределения. Некоторые из таких видов встречаются начиная с верхней сублиторали и кончая ультраабиссалью, например, Leptognathia armata найдена в диапазоне от 80 до 8006 м.

Танаидовые используются в пищу более крупными беспозвоночными, а также рыбами. На мелководье они могут образовывать большие скопления. Например, на илисто-песчанистой литорали пролива Пьюджет-Саунд (США) средняя плотность поселения Leptochelia savignyi достигает 52 400 экз/м². Б р а й т отмечает, что в пище глубоководных рыб из района Миссисипи—Алабама—Флорида танаидовые по изобилию, среди прочих ракообразных, занимают третье место.

ОТРЯД СПЕЛЕОГРИФОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (SPELAEOGRIPHACEA)

Столовая гора близ Кейптауна в Южной Африке богата различными подземными ходами и пещерами. В некоторых из них есть водоемы. При обследовании этих пещер в одном пещерном ручье были обнаружены небольшие (7,5—8,6 мм) слепые и лишенные пигмента рачки. Они были названы Spelaeogriphus lepidops. Их строение оказалось настолько своеобразным, что их пришлось выделить в особый отряд, имеющий некоторые общие признаки с клешненосными осликами и кумовыми. Больше нигде Spelaeogriphacea найти пока не удалось.

Об образе жизни спелеогрифовых ничего не известно.

Тело Spelaeogriphus длинное, немного уплощенное сверху вниз, с параллельными боковыми краями.

Голова срастается только с одним передним грудным сегментом и вместе с ним покрыта коротким карапаксом с направленным вперед коротким треугольным рострумом. Под боковыми краями карапакса расположены, как у кумовых и клешненосных осликов, дыхательные полости. Большой ложковидный эпиподит ногочелюсти возбуждает ток воды, проходящий мимо сочлененных с головой подвижных глазных лопастей, полностью лишенных фасеток и пигмента.

Конечности семи свободных грудных сегментов устроены приблизительно одинаково и представляют собой ходильные ножки.

Все они, за исключением ножек последней пары, снабжены короткими наружными ветвями, а у самок на передних пяти парах есть направленные внутрь пластинки, образующие выводковую камеру.

Все шесть брюшных сегментов свободные. На передних четырех брюшных сегментах находится по паре двуветвистых плавательных ножек. Их одночлениковые ветви несут по краям многочисленные щетинки, и, судя по их строению, рачок может не только ползать, но и плавать. Пятый брюшной сегмент лишен конечностей, а на шестом помещаются направленные назад двуветвистые уроподы. Тельсон короткий, овальный.

Судя по содержимому кишечника, рачки заглатывают грунт.

ОТРЯД ТЕРМОСБЕНОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (THERMOSBAENACEA)

Среди перакарид есть еще один отряд, представители которого обитают только в подземных водах. Сначала они были открыты в горячем солоноватом ключе в Тунисе, но потом близкие виды удалось обнаружить в пещерах южной Италии, в солоноватых интерстициальных водах морского побережья Югославии, в пещерах США и в грунтовых водах Вест-Индии. По строению термосбеновые во многих отношениях сходны с кумовыми и клешненосными осликами, но по способу размножения они резко отличаются от всех перакарид: выводковая сумка, в которой самки вынашивают яйца, образуется у них на спинной стороне под краем карапакса, как у ветвистоусых ракообразных, а не под грудью за счет отростков грудных ножек, как у всех остальных перакарид. На этом основании некоторые исследователи считают возможным выделять термосбеновых в особый надотряд Pancarida, но другие, учитывая строение их жвал и многие детали анатомии, включают их в состав надотряда Peracarida. Всего известно 9 видов этих ракообразных, принадлежащих к 4 родам: Monodella, Thermosbaena, Halosbaena и Limnosbaena.

Длина тела термосбеновых не превышает 4 мм. Туловище цилиндрическое, грудной и брюшной отделы одинаковой ширины. Будучи исключительно подземными животными, они совершенно слепы и лишены пигмента. Передний грудной сегмент объединен с головой. Цилиндрический карапакс срастается с головой и передним грудным сегментом, но нависает и над несколькими следующими грудными сегментами. Особенно сильно он разрастается назад у половозрелых самок, у которых он может покрывать все грудные сегменты. Внутренняя поверхность карапакса служит органом дыхания.

На всех свободных грудных сегментах у Monodella или только на пяти передних у Thermosbaena находится по паре двуветвистых ходильных ножек. Брюшной отдел, как обычно, состоит из 6 сегментов, но у Thermosbaena последний брюшной сегмент срастается с крупным широким тельсоном, образуя плеотельсон. На двух передних брюшных сегментах имеются короткие нерасчлененные ножки. Последний брюшной сегмент снабжен направленными назад двуветвистыми уроподами.

Thermosbaena может только ползать по грунту, перебирая грудными ножками, Monodella argentaria из итальянских пещерных озер, кроме того, плавает, часто поднимаясь к поверхности воды, M. halophila, как и другие обитатели интерстициальных вод, пробирается, изгибая узкое тело, по капиллярным ходам между песчинками. Все эти рачки заглатывают грунт и усваивают находящееся в нем органическое вещество.

Перед откладкой яиц карапакс самки удлиняется. У самок Monodella от заднего конца каждого яичника вверх отходит канал, по которому яйца, вероятно, проходят в выводковую сумку. Кроме него, есть и другой канал, открывающийся в основании ноги пятого грудного сегмента половым отверстием. Можно предполагать, что именно по

последнему каналу проникает сперма после спаривания и яйца откладываются в выводковую сумку уже оплодотворенными, однако ни спаривания, ни откладки яиц у термосбеновых еще никто не наблюдал. У Monodella в выводковой сумке насчитывается от 4 до 16 яиц. Из них там же выходят почти полностью сформированные рачки, отличающиеся от взрослых отсутствием ног на двух последних грудных сегментах (стадия манка). Они покидают выводковую сумку матери и начинают жить самостоятельно. Через неделю они достигают длины 2 мм, и к этому времени у них появляется сначала шестая, а потом и седьмая пара ходильных ног.

Условия существования немногочисленных известных видов термосбеновых весьма разнообразны. По-видимому, исходной средой их обитания был морской грунт. В наиболее близких к исходным условиях существует Monodella halophila, населяющая заполненные солоноватыми водами интерстициальные ходы адриатического побережья Югославии. В солоноватых водах живет и M. relicta из ключей близ Мертвого моря в Израиле; она считается реликтом моря, некогда покрывавшего этот район. Два вида Monodella (M. argentaria и M. stygicola) из пещерных озер южной Италии, по всей вероятности, проникли в эти сравнительно крупные подземные водоемы из системы грунтовых вод. В минерализованных грунтовых водах Вест-Индии обитают M. santaecrucis и Halosbaena acanthura. Monodella texana, M. argentaria и Limnosbaena finki живут в пресной воде, причем первый вид найден в пещерах США, находящихся на расстоянии 200 км от ближайших морских берегов.

В совершенно необычайных условиях существует первый по времени открытия представитель термосбеновых, по имени которого назван весь отряд,— Thermosbaena mirabilis. Теплый ключ в Тунисе — единственное место обитания этого вида — круглый год имеет температуру 45 °С. Рачок приспособлен к жизни при такой высокой температуре и при понижении температуры до 30 °С погибает.

Обширное и разорванное географическое распространение, а также условия обитания термосбеновых позволяют видеть в их современных немногочисленных представителях остатки древней, в значительной степени исчезнувшей фауны. В этом отношении они подобны цефалокаридам, анаспидовым и батинеллиевым.

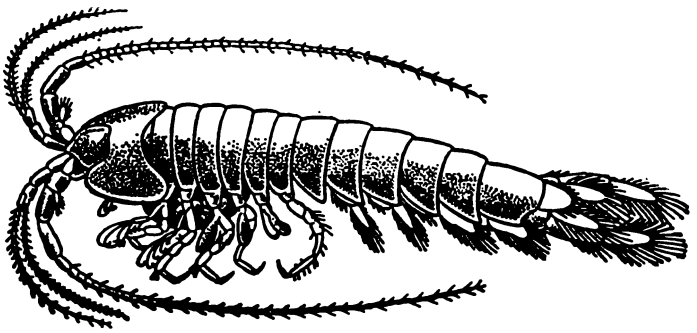


Рис. 241. Spelaeogriphus lepidops.

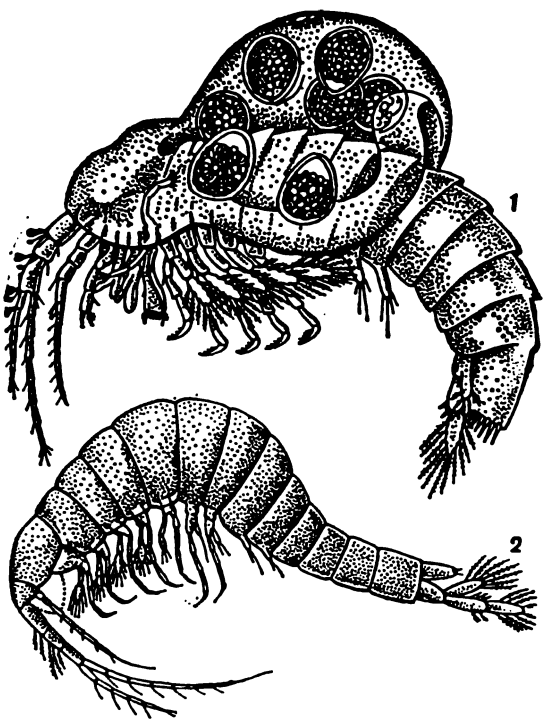


Рис. 242. Термосбеновые:
1 — Thermosbaena mirabilis, самка с яйцами; *2* — Monodella stygicola.

ОТРЯД РАВНОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (ISOPODA)

Равноногие ракообразные (табл. 51) — один из немногих отрядов этого класса, многочисленные (4500 видов) представители которого приспособились к самым различным условиям существования. Большинство относящихся к нему видов обитает в море, причем населяет все глубины, начиная от приливо-отливной зоны и кончая предельными океаническими глубинами порядка 11 км. Среди морских равноногих есть обитатели дна, но есть и немногочисленные планктонные виды; есть также и паразиты других ракообразных и рыб. Чрезвычайно широко распространены равноногие и в пресных водах, как поверхностных, так и подземных; пресноводные водяные ослики могут считаться очень обычными и многочисленными представителями фауны самых различных озер и прудов северного полушария. Наконец, богатый видами подотряд равноногих — мокрицы — выра-

ботали весьма совершенные приспособления к жизни на суше. Они встречаются почти во всех климатических зонах земного шара — от холодных приполярных районов до влажных тропических лесов и раскаленных пустынь. Очевидно, в процессе эволюции равноногие приобрели какие-то важные особенности, позволившие им впоследствии специализироваться в разных направлениях и освоить различные среды обитания. Одной из таких особенностей можно считать строение брюшного отдела и его конечностей, выполняющих различные функции — половую, двигательную и дыхательную — и хорошо защищенных от неблагоприятных внешних воздействий, в частности у сухопутных рачков от высыхания.

Тело равноногих обычно уплощено сверху вниз, реже цилиндрическое или даже сжатое с боков (у подотряда Phreatoicidea, табл. 51, *4*). Его покровы очень разнообразны, часто гладкие, но нередко снабжены килями, шипами или различными бугорками. У некоторых мокриц бугорки поверхности тела образуют сложную водопроводную систему. Если рачок прикоснется к капельке росы, влага под действием капиллярных сил начинает распространяться в промежутках между бугорками, достигая заднего конца тела и орошая находящиеся там жабры. Также разнообразна окраска равноногих. Обычно она бурая или желтоватая, но у видов, живущих на морских растениях, она зеленая, под цвет субстрата, а подземные и глубоководные виды лишены пигмента, белые или иногда розоватые.

Карапакс отсутствует. Голова срастается с одним или изредка с двумя передними грудными сегментами. На ней с боков находятся сидячие глаза. Число составляющих их фасеток колеблется в очень широких пределах: у самого крупного вида равноногих — Bathynomus giganteus (табл. 51, *10*), достигающего длины 36 см, в каждом глазе насчитывается 3000 фасеток, у более мелких хищных морских Aega (табл. 51, *6*) — около 400, у мокриц — обычно 20—30, а у водяных осликов — 4. У глубоководных и подземных видов глаза не развиты. Обе пары антенн имеют разную длину у различных видов. У многих глубоководных равноногих задние антенны значительно длиннее тела. Строение ротовых придатков зависит от способа питания. У большинства равноногих они жующего типа, но у некоторых хищников и паразитов жвалы и челюсти превращены в шиповидные острия и сложены вместе в виде пирамиды, так что ротовой аппарат приобретает характер колюще-сосущего. У взрослых особей из подотряда Gnathiidea ротовые придатки, за исключением жвал самцов, редуцированы, и рачки вовсе не питаются (табл. 51, *1*, *2*).

Семь свободных грудных сегментов несут по паре ходильных ног, всегда лишенных наружных придатков. У многих равноногих эти ножки имеют приблизительно одинаковое строение и одинаковую длину, почему отряд и получил свое название. Однако у других они специализированы в разных направлениях. Нередко на одной передней или даже на трех передних ножках развивается хватательное приспособление — подклешня. У многих представителей подотряда Asellota, в особенности часто у глубоководных, конечные членики трех задних пар грудных ножек расширены и снабжены по краям многочисленными щетинками. Такие ножки служат для плавания (табл. 51, *11*, *12*). У половозрелых самок на передних пяти или четырех (у некоторых Arcturidae на одной) парах грудных ножек с внутренней стороны возникают пластинки, образующие выводковую сумку.

Особенно характерно строение брюшного отдела и его конечностей. Он всегда гораздо короче грудного, и число составляющих его сегментов сокращено за счет того, что один, несколько или все сегменты срастаются с полукруглым или треугольным тельсоном, образуя крупный плеотельсон. Только у подотряда Anthuridea этого не происходит и последний брюшной сегмент и тельсон сохраняют самостоятельность. Конечности пяти передних брюшных сегментов состоят из короткого основания и двух широких листовидных, часто тонкостенных ветвей. Эти ветви накладываются друг на друга, как страницы книги, и направлены назад таким образом, что они находятся под плеотельсоном (рис. 243, *2*). Основная функция передних брюшных ножек дыхательная. Они служат жабрами. Через их тонкие стенки растворенный в воде кислород проникает в проходящие в ножках кровеносные лакуны и окисляет кровь. В связи с этим, как уже указывалось, сердце у равноногих ракообразных смещено в брюшной отдел и расположено близко от жабр. Наружные ветви одной из пар брюшных ножек обычно сильно хитинизированы и служат крышкой, покрывающей остальные нижние жаберные листочки, которые, таким образом, оказываются сверху защищенными плеотельсоном, а снизу этой крышкой (рис. 243, *1*).

Такое строение дыхательного аппарата послужило, несомненно, предпосылкой, позволившей части равноногих перейти к сухопутному существованию. Их жабры оказались хорошо защищенными от высыхания и не потребовалось дополнительных усовершенствований для того, чтобы полностью их обезопасить в новых условиях существования. Большинство мокриц, несмотря на то что они живут на суше, дышат при помощи брюшных ножек, как настоящие водные животные: они используют кислород, растворенный в тонком слое покрывающей их жабры влаги. Следовательно, их жабры должны все время увлажняться. Это достигается у разных мокриц разными путями. У одних, как уже упоминалось, при-

ток воды к жабрам обеспечивается благодаря своеобразной водопроводной системе, образованной скульптурой покровов. У других задние брюшные ножки — уроподы — устроены таким образом, что при соприкосновении с капелькой воды она, также под влиянием капиллярных сил, поступает в жабры по уроподам. Наконец, третьи орошают жабры жидкостью, выделяемой из анального отверстия и добываемой из поедаемой рачками сочной растительности. Однако есть мокрицы, способные при дыхании использовать не только растворенный в воде, но и атмосферный кислород. У таких мокриц в толще наружных ветвей передних брюшных ножек находится полость, соединяющаяся щелью с наружной средой, так что в эту полость свободно проникает воздух. От нее отходят ветвящиеся, заканчивающиеся слепо каналы, напоминающие трахеи насекомых и других наземных членистоногих и поэтому называемые **псевдотрахеями** (рис. 243, *3*, *4*). Через них кислород воздуха проникает в кровь, циркулирующую в лакунах в толще наружных ветвей брюшных ножек, а кислород, растворенный в смачивающей жабры воде, используется внутренними ветвями.

Судя по наблюдениям над туркменскими мокрицами рода Protracheoniscus, размеры трахейного поля наружных ветвей брюшных ножек зависят от условий существования. Виды, обитающие в пустыне и на других открытых сухих местах, имеют относительно крупное трахейное поле, а виды, существующие при повышенной влажности, наоборот, относительно небольшое. Совсем маленькое трахейное поле свойственно виду P. birsteini, который вторично перешел от жизни на суше к жизни в воде и был обнаружен среди зарослей водных растений в обширных мелководных озерах Делили в бассейне реки Атрек.

У некоторых морских равноногих дыхательная поверхность брюшных ножек увеличивается за счет образования складок, как у некоторых Sphaeromatidae, пальцевидных выростов, как у Bathynomus, или продольного расщепления ветвей, как у некоторых представителей паразитического подотряда Epicaridea.

Однако передние брюшные ножки равноногих служат не только для дыхания. У самцов некоторые из них частично преобразованы в совокупительные органы. Эту функцию у многих выполняют внутренние ветви второй пары. У водяных осликов, например, они представляют собой нечто вроде шприцев весьма сложного строения. При спаривании самец сначала набирает в этот шприц сперму, а затем впрыскивает ее в половые отверстия самок. Первая пара брюшных ножек также принимает участие в этом процессе. Сходным образом, при помощи двух пар передних брюшных ножек, производят перенос спермы в половые пути самок мокрицы. Понятно, что по строению передних брюшных ножек самцы равноногих всегда отличаются от самок, у которых первая пара брюшных ножек нередко совсем отсутствует. Некоторые группы равноногих используют брюшные ножки не только как органы дыхания и совокупления, но и как органы движения. Anthuridea при плавании над дном прижимают грудные ножки к бокам тела и гребут брюшными. Также при помощи трех пар передних брюшных ножек плавают плоские антарктические Serolidae (табл. 51,*9*), некоторые Cymothoidae и др.

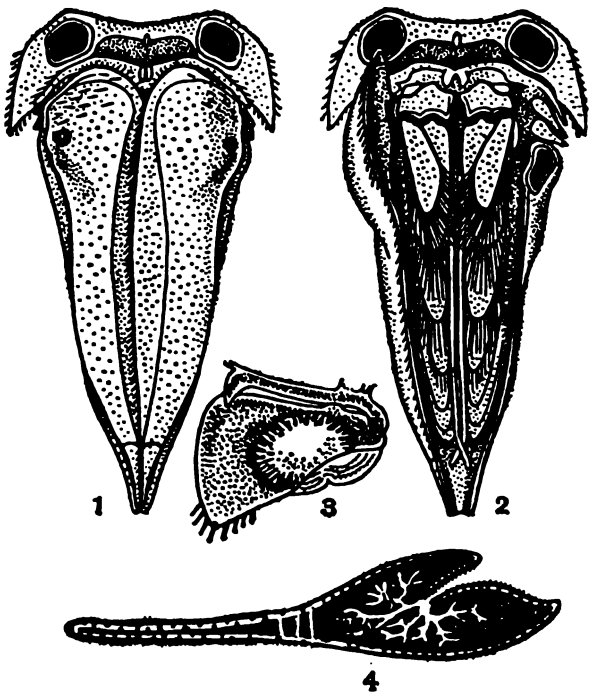


Рис. 243. Брюшные ножки равноногих:
1, *2* — плеотельсон Mesidotea снизу (*1* — с уроподами, *2* — без уропод, видны жабры); *3* — брюшная ножка мокрицы Porcellio scaber с псевдотрахеями (вид сверху); *4* — продольный разрез через эту ножку.

Последняя пара брюшных ножек — уроподы — имеет разное строение у разных подотрядов равноногих. Так, у Asellota и мокриц они прикреплены к заднему краю плеотельсона и направлены назад, у Valvifera они с боков подвернуты под брюшную сторону плеотельсона и, как крышки, прикрывают передние нежные дыхательные брюшные ножки (рис. 243, *1*, *2*), у Anthuridea и Flabellifera они сочленены с основанием плеотельсона и вместе с ним образуют хвостовой веер.

У паразитических Epicaridea, в особенности у их самок, организация всего тела обычно очень упрощена. Они нередко теряют сегментацию и конечности и превращаются в бесформенный мешок, набитый яйцами. Однако самцы и личинки полностью сохраняют признаки равноногих ракообразных.

Основным способом передвижения всех равноногих ракообразных, за исключением паразити-

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 57—64

Таблица 57. Крабоиды:

1 — колючий краб Paralithodes brevipes;
2 — краб камчатский (Paralithodes camtschatica).

Таблица 58. Крабы морей СССР:

1 — стыдливый краб дорипше Dorippe granulata;
2 — молодой краб камчатский (Paralithodes camtschatica);
3 — черноморский каменный краб Eriphia spinimana, обросший молодыми балянусами;
4 — овальный краб Cancer amphioetus;
5 — водорослевый краб пужетия Pugettia quadridens.

Таблица 59. Раки-отшельники из дальневосточных (1, 4) и северных (2, 3) морей:

1 — рак-отшельник пагурус гребенчатый (Pagurus pectinatus) в губке суберитес (Suberites domuncula);
2 — рак-отшельник пагурус Pagurus pubescens;
3 — рак-отшельник пагурус Pagurus pubescens в раковине трубача Buccinum undatum, на раковине видны гидроидные полипы;
4 — рак-отшельник пагурус (Pagurus sp.) в раковине брюхоногого моллюска;
5 — тропический наземный рак-отшельник из рода Coenobita.

Таблица 60. Морские раки:

1 — лангуст Palinurus vulgaris;
2 — омар Homarus gammarus.

Таблица 61. Морские и речные раки:

1 — речной рак узкопалый (Astacus leptodactylus) в норе;
2 — кубинский голубой рак Pacifastacus leniusculus;
3 — индонезийский коралловый рак эноплометопус Enoplometopus daumi.

Таблица 62. Способы маскировки у ракообразных:

1 — креветка чилим широконосый травяной (Pandalus latirostris) в зарослях морской травы филлоспадикса;
2 — покровительственная окраска морских козочек капрелл (Caprella) (в центре), сидящих на красных водорослях;
3 — креветка эуалис (Eualis gaimardi) на водоросли;
4 — обросший водорослями и разными животными беломорский краб хиас (Hyas araneus);
5 — тропический краб из сем. Majidae на восьмилучевом коралле-органчике.

Таблица 63. Пальмовый вор (Birgus latro) и его жизненный цикл:

1—5 — последовательные стадии развития;
6 — взрослая особь.

Таблица 64. Личинки десятиногих ракообразных:

1 — зоэа краба ритропанопеуса (Rhithropanopeus);
2 — глаукотоэ пагуруса (Pagurus bernhardus);
3 — личинка порцелланы (Porcellana longicornis);
4 — эрионеикус эрионицы (Eryonidae);
5 — зоэа палемона (Palaemon longirostris);
6 — поздняя личинка сергестеса (Sergestes cornutus);
7 — филлозома лангуста палинуруса (Palinurus inflatus);
8 — мегалопа краба хиаса (Hyas araneus);
9 — мизисная стадия нефропса (Nephrops norvegicus);
10, 11 — глаукотоэ и зоэа краба камчатского (Paralithodes camtschatica);
12 — науплиус трахипенеуса (Trachypenaeus constrictus).

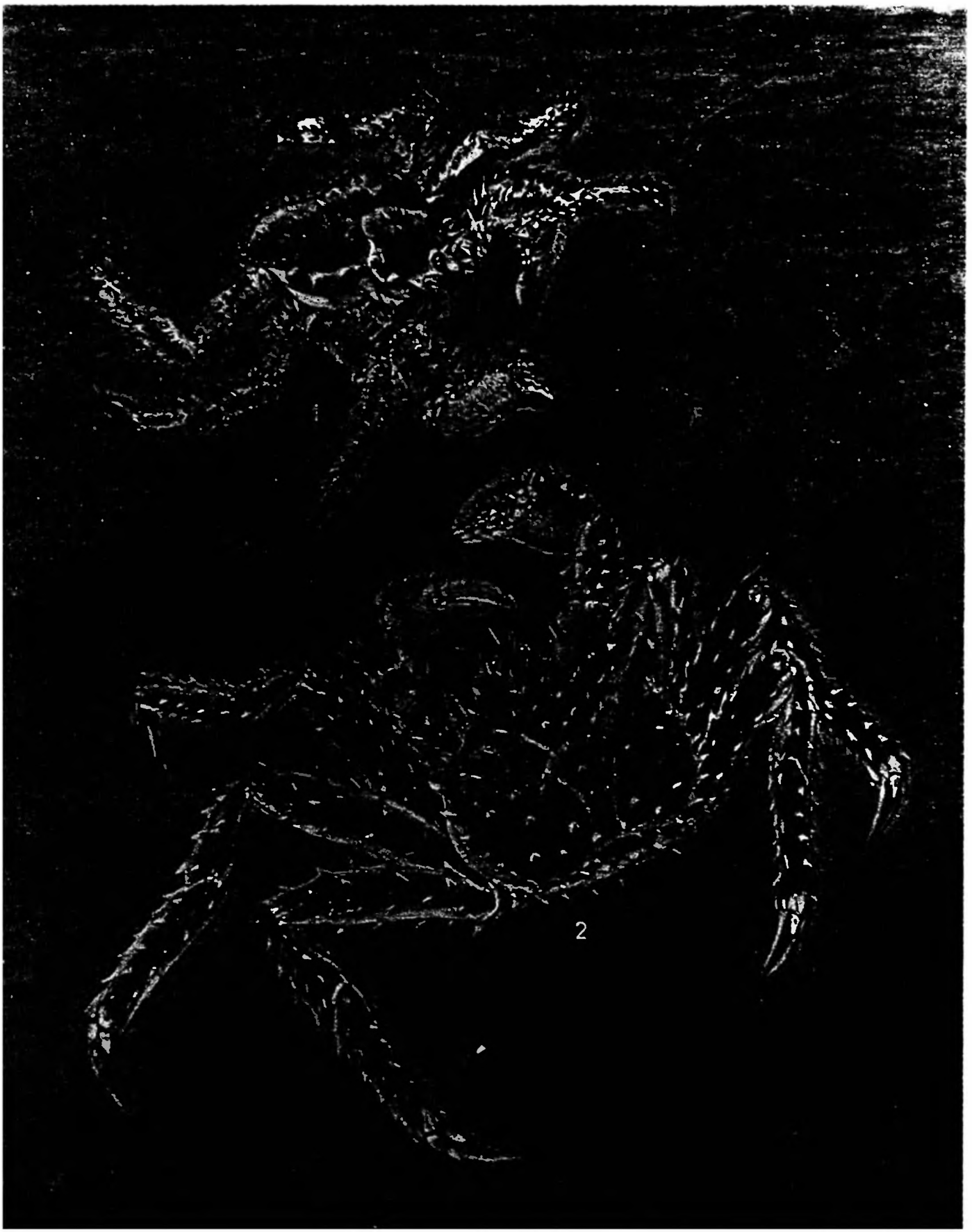
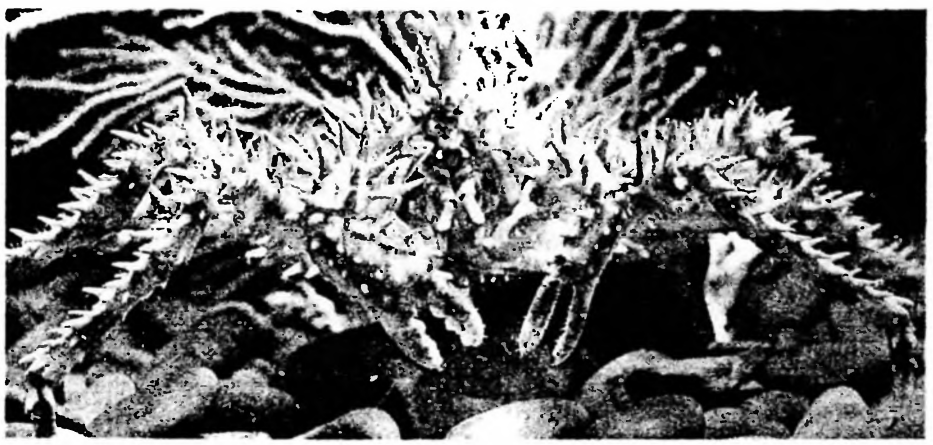
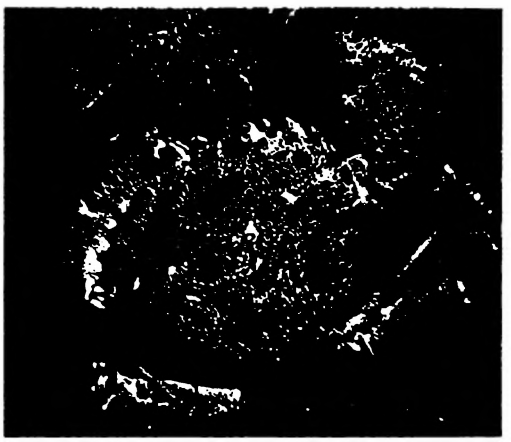

2

Таблица 58. Крабы морей СССР

1

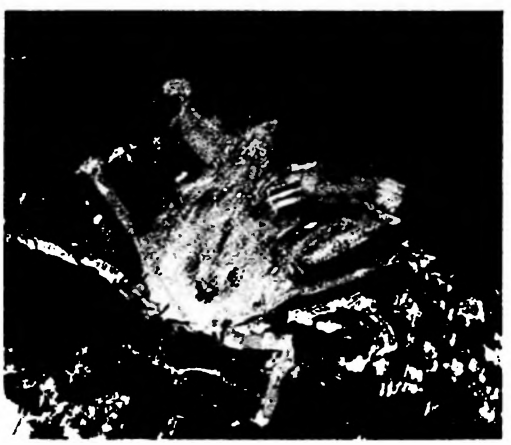


2



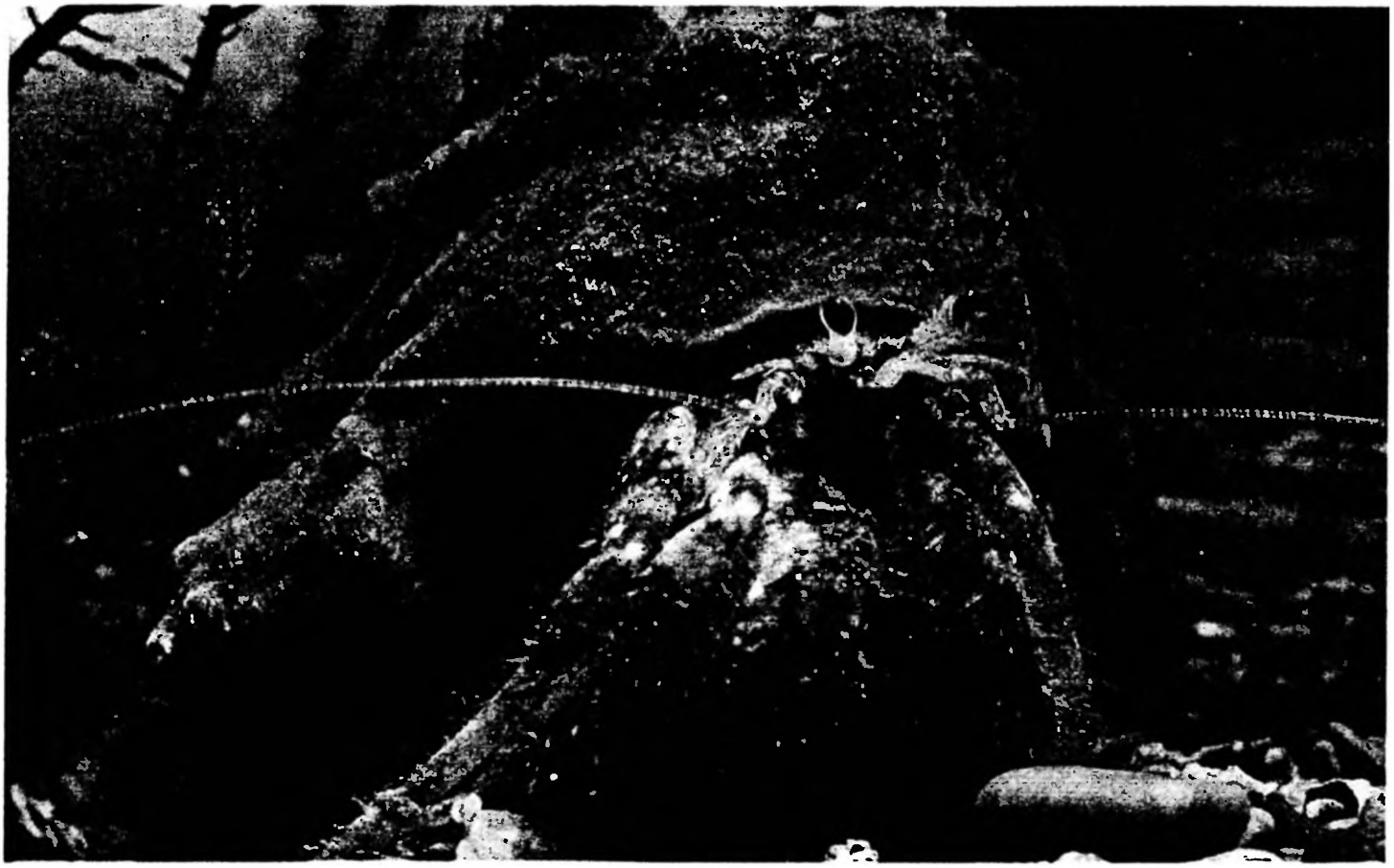
3

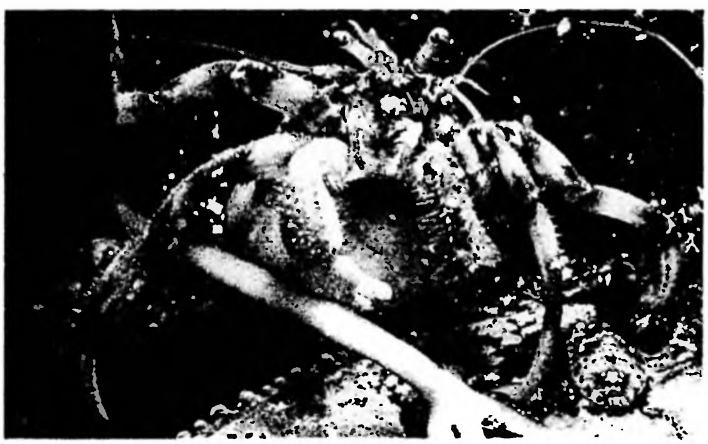
4



5

Таблица 59. Раки-отшельники из дальневосточных и северных морей

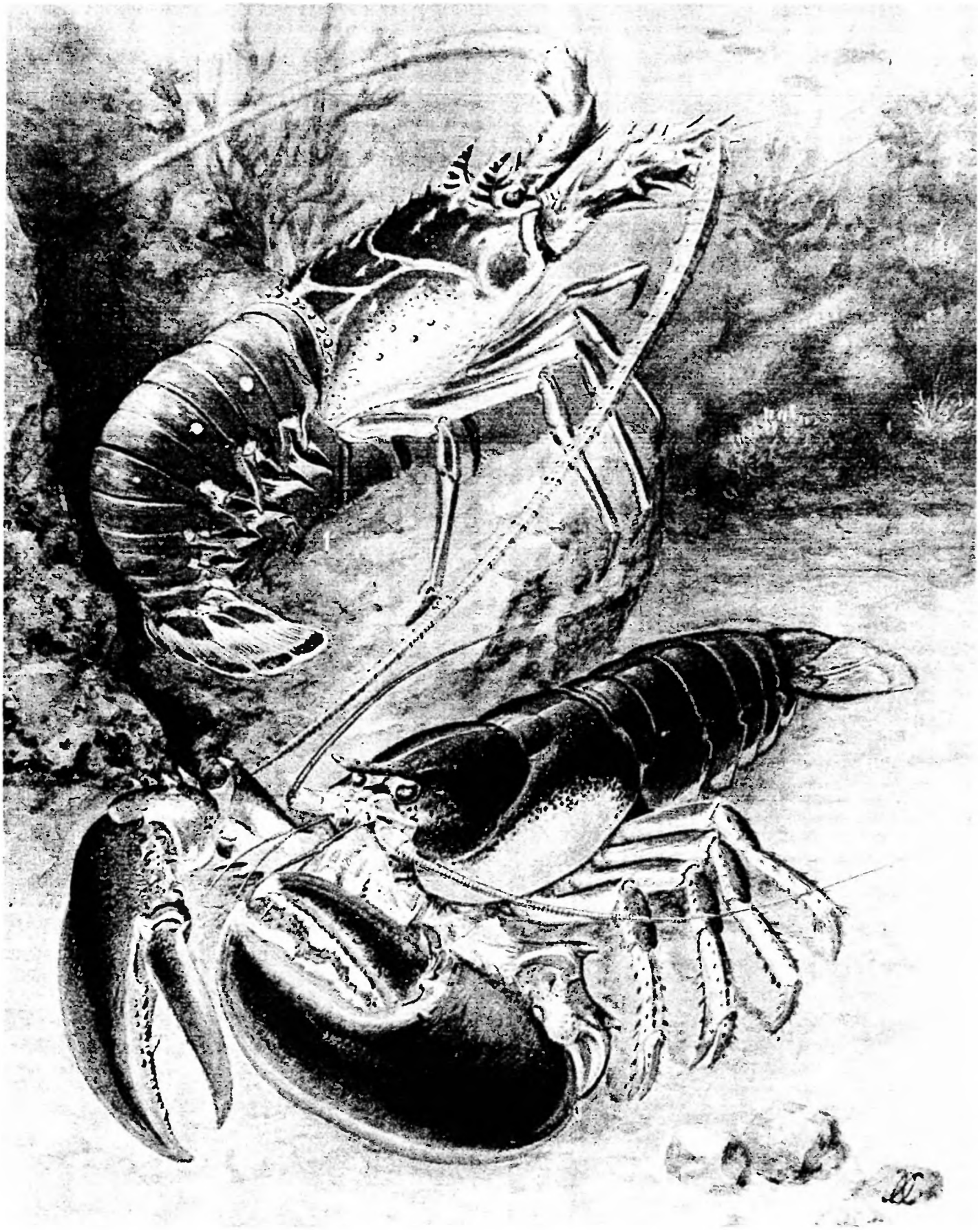


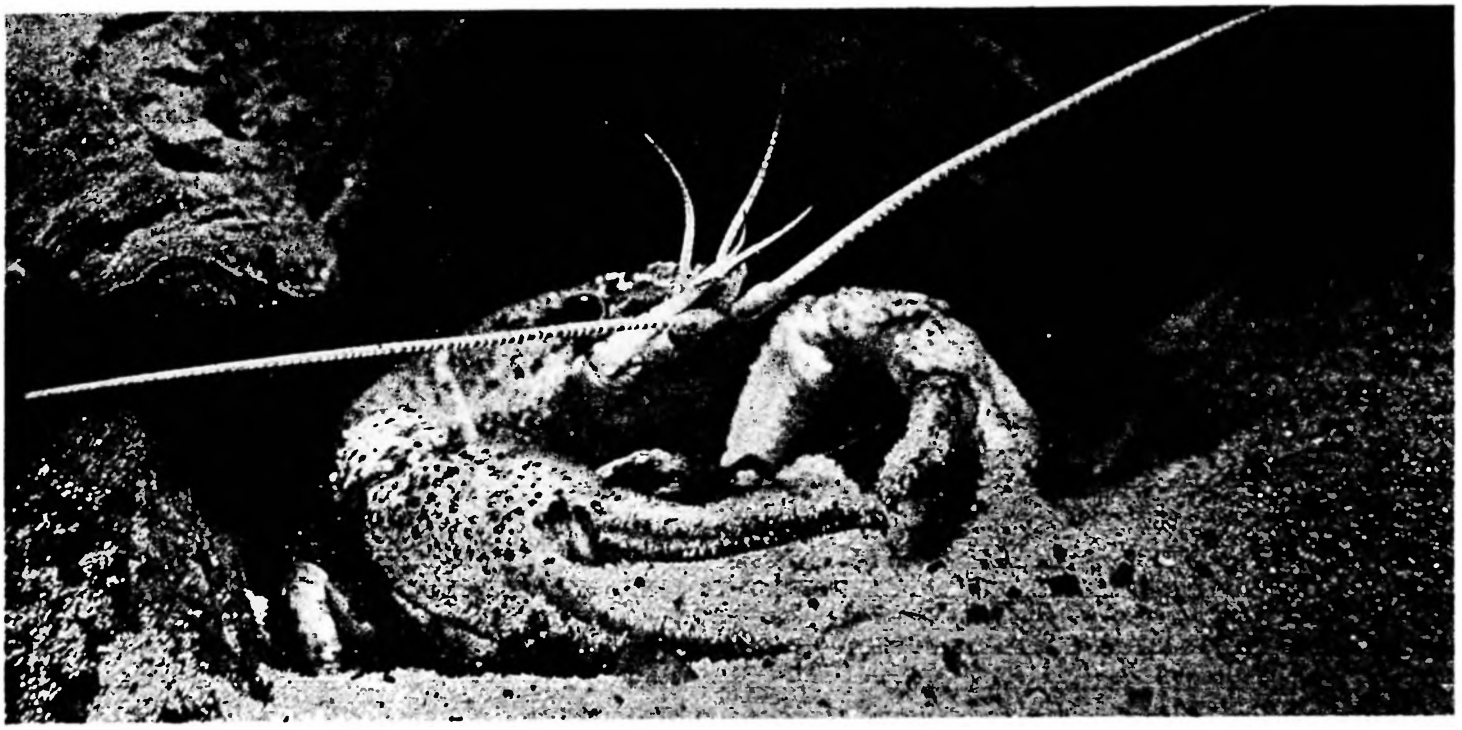


2

4

Таблица 60. Морские раки





1

2

3

Таблица 62. Способы маскировки у ракообразных

1

2

3

4

5

Таблица 63. Пальмовый вор (Birgus latro) и его жизненный цикл

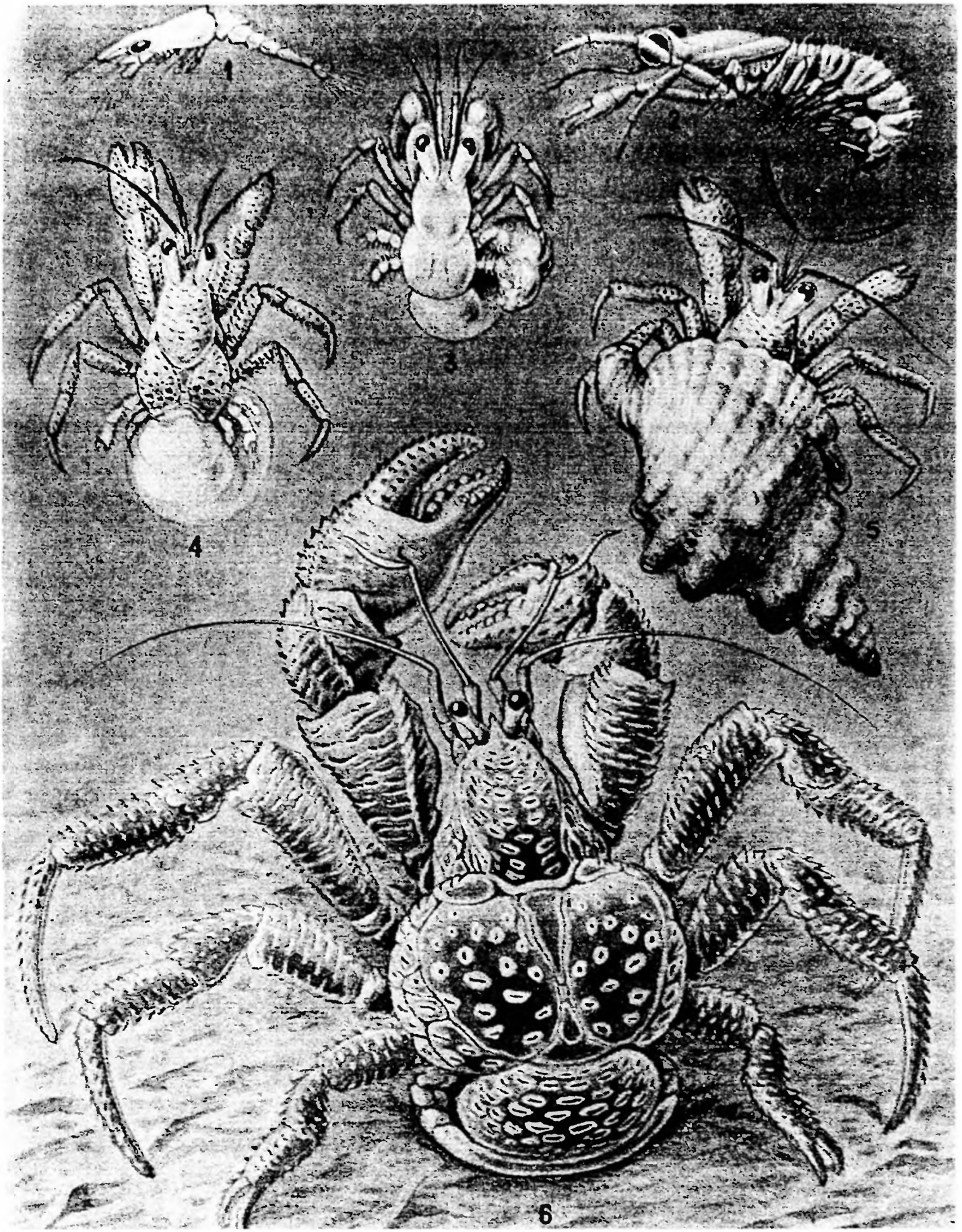
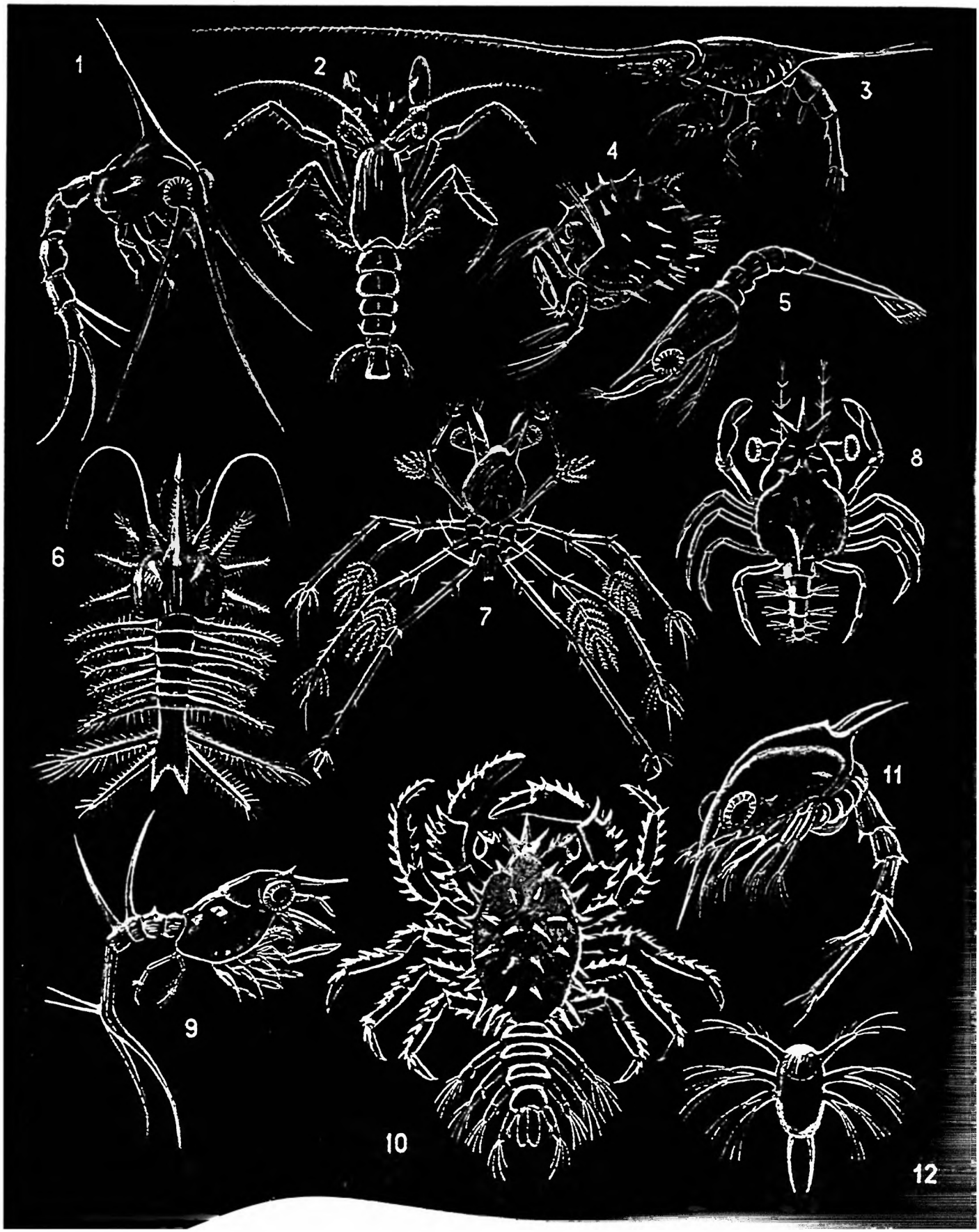


Таблица 64. Личинки десятиногих ракообразных



ческих, следует считать ползание по дну, почве или растениям при помощи грудных ног. Большинство видов двигается только таким способом. Среди морских видов многие, кроме того, могут плавать. Обыкновенно они проплывают небольшие расстояния над дном, с тем чтобы потом снова перейти к ползанию. При этом представители некоторых семейств Asellota гребут специально приспособленными к плаванию задними грудными ножками, а Anthuridea, Cymothoidae и Serolidae — брюшными ножками. Idoteidae орудуют при плавании и задними грудными и брюшными ножками.

Для некоторых равноногих плавание играет важную роль в их жизни. Полупаразитические полухищные виды Aega и некоторых других Cymothoidae вплавь нападают на рыб, прикрепляются к ним и начинают сосать их кровь. Личинки паразитических Epicaridea плавают при помощи задних антенн и брюшных ножек до тех пор, пока не найдут своих хозяев — различных ракообразных, после чего начинается превращение личинок во взрослые формы. Так же ведут себя личинки равноногих подотряда Gnathiidea — так называемые п р а н и ц ы (рис. 247, *1*), которые сначала плавают, а потом паразитируют на рыбах, с тем отличием от Epicaridea, что взрослые ведут свободный, а не паразитический образ жизни. Наконец, известно несколько планктонных видов равноногих, которые плавают всю жизнь. Это преимущественно глубоководные животные, как например широко распространенная Munneurycope murrayi и Anuropus bathypelagicus, свойственный только северной части Тихого океана. Idotea algirica живет на плавающих по поверхности моря саргассовых и других водорослях, кусках дерева и вместе с этими предметами пассивно переносится с места на место. Однако, как и другие виды этого рода, она хорошо плавает и сама, перебираясь с одного скопления «плавника» на другое.

Среди донных морских видов многие способны зарываться в грунт. Очень быстро зарываются, например, крупная Mesidotea (табл. 51, *5*) и мелкие представители подотряда Asellota—Desmosoma, Macrostylis и др., имеющие специальные копательные грудные ножки. Cyathura carinata и, вероятно, другие виды подотряда Anthuridea делают в илистом грунте направленные вертикально глубокие ходы, которые они покидают только ночью. Если экспериментальный аквариум с начавшим строительство хода рачком повернуть на 90°, придав ходу горизонтальное направление, рачок продолжает рыть ход, также изгибая новый его отрезок под прямым углом к прежнему. Способность ориентироваться по отношению к силе земного притяжения объясняется присутствием у Cyathura в основании тельсона парного статоциста. Оперативное удаление статоциста нарушает способность рачка рыть ходы в определенном направлении. Самцы Gnathiidea своими жвалами вырывают ходы длиной до 15—20 см в илистых крутых склонах дна. В конце ход расширяется в камеру, в которой живет около десятка самок.

Некоторые пресноводные равноногие также могут глубоко зарываться в грунт и таким образом спасаться от пересыхания водоемов. Так поступает, например, обычный американский водяной ослик Asellus communis, а также представители подотряда Phreatoicidea, обитающие в болотах Южной Африки. В засушливые периоды Phreatoicidea вырывают во влажном мхе ямки глубиной 2,5—5 см и массами сидят в них, прикрывая задними грудными ножками жабры и ожидая появления воды.

Однако наиболее совершенные норы строят приспособившиеся к жизни в пустынях мокрицы из рода Hemilepistus (табл. 51, *16*). В пустыне Каракум норы H. cristatus достигают глубины 60—100 см. Температура в них круглый год не падает ниже 10 °С и не поднимается выше 26 °С, относительная влажность воздуха близка к 100%. На поверхности почвы днем температура достигает 60 °С, а влажность уменьшается до 15%. Летом мокрицы покидают норы только утром и вечером, а зимой впадают в спячку и совсем не выходят из нор. Там же в конце мая самки рождают по 60—80 молодых рачков. Родители не выпускают их из норы и защищают от врагов, закрывая вход в нору своими передними грудными сегментами. Для питания детей родители затаскивают в нору растительные остатки. Через $2^1/_2$ месяца молодь вырастает, но продолжает жить в норе до следующей весны, и только в марте рачки выходят на поверхность и приступают к строительству собственных жилищ. В старой норе остаются самец и самка, обзаводящиеся снова детьми. Таким образом, в каждой норе всегда живет одна семья.

Питание растениями присуще очень многим равноногим, как морским, так и пресноводным и сухопутным. Виды рода Idotea питаются водорослями, на которых они живут, а также обрастающими их диатомовыми. Преимущественно водорослевыми и бактериальными обрастаниями питаются литоральные Jaera, Sphaeroma, Eurydice, Ligia и некоторые другие. Интересно, что изменчивая окраска широко распространенной Idotea viridis, обычной, в частности, у нас в Балтийском и Черном морях, зависит от ее пищи. Живущие на зостере и зеленых водорослях рачки —зеленые, на бурых — коричневые, на красных — красные. Пигмент растений окрашивает не только содержимое их кишечника, но также кровь и полостную жидкость, просвечивающие через покровы тела. Если рачков пересадить с одних растений на другие, их окраска через 10—15 дней соответственно изменится. Поедая растительную пищу, Idotea не брезгает и попадающимися ей среди об-

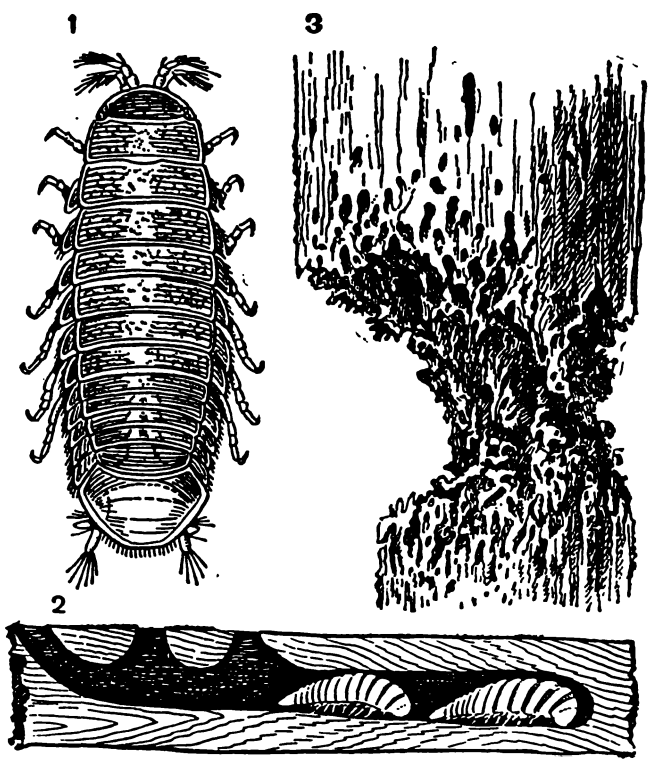
растаний животными — гидроидами, мшанками, личинками хирономид и т. д.

Обычные обитатели пресных вод — водяные ослики — также типичные растительноядные организмы. Помимо водных растений, живых и отмирающих, они в большом количестве поедают листья деревьев, падающие в водоемы. За всю жизнь каждый водяной ослик потребляет 168 мг листьев. В водоемах, в которые попадает много древесных листьев, водяные ослики обыкновенно живут в большом количестве. В пруду на территории парка Тимирязевской академии насчитывается 5000 рачков на 1 м².

Африканские и австралийские Phreatoicidea едят растительные остатки и водяные мхи.

Почти все мокрицы питаются растениями, которые служат для них источником не только пищи, но и влаги, необходимой для увлажнения жабр. Поглощая растительный материал, массовые виды мокриц, например некоторые виды родов Oniscus и Porcellio, выступают в качестве важных факторов почвообразовательного процесса. Их экскременты частично непосредственно входят в состав почвенного слоя, частично подвергаются дальнейшей переработке ногохвостками, которые их поедают. Особенно важное значение имеет почвообразовательная деятельность мокриц рода Hemilepistus в некоторых пустынях, в частности в пустыне Каракумы в Туркмении. При рытье нор они выносят на поверхность частички глубже лежащего грунта. Кроме того, они откладывают вокруг нор экскременты, которые вместе с частичками грунта образуют вокруг отверстия норы своеобразные кольцевые валики. На 1 га площади обычно приходится более 1 млн. мокриц. В течение 3 месяцев ежегодной активной деятельности они дают около $^1/_2$ т богатых водорастворимыми солями частичек почвы глубинных слоев и до 1 т экскрементов. На образованных ими плодородных выбросах хорошо растут растения. Кроме того, благодаря многочисленным (20 000 на 1 га) глубоким норам мокриц повышается скважность почвы и улучшаются условия существования почвенных бактерий. Все это приводит к значительному повышению плодородия почвы.

Рис. 244. Лимнория и причиняемые ею повреждения:
1 — Limnoria lignorum; *2* — разрез ее хода в дереве; *3* — свая, источенная лимнорией совместно с другим древоточцем — двустворчатым моллюском тередо.



К питанию зелеными частями растений и их остатками близко использование в пищу древесины. Среди равноногих известны древоточцы, вредящие деревянным сооружениям в море и питающиеся древесиной. Это, во-первых, виды рода Limnoria и, во-вторых, некоторые виды рода Sphaeroma. Виды Limnoria встречаются почти во всех морях. Только в наших дальневосточных и северных морях известно 3 вида, в Черном море — 1 вид и т. д. Некоторые из них живут на водорослях и питаются ими, но большинство поселяется на сваях пристаней, на стоящих у причалов деревянных судах и т. д. Острыми жвалами они жуют древесину, причем разрушают преимущественно более мягкие летние слои, не трогая зимних. Под поверхностью сваи на глубине 1—2 см они выгрызают ходы, превосходящие по диаметру ширину их тела, следуя по летним слоям нарастания дерева. Каждый такой ход одним или двумя отверстиями соединяется с наружной средой. В нем обычно обитает самка (длиной до 5 мм) и более мелкий самец, но точит дерево главным образом самка. При сильном повреждении на 1 см² поверхности древесины насчитывается 12—15 отверстий, ведущих в ходы рачков. Источенная рачками поверхность сваи становится рыхлой, губчатой, иногда сваи истончаются и теряют первоначальную прочность. Их приходится заменять новыми.

Рачки заглатывают опилки, образующиеся при бурении древесины, и пропускают их через свой кишечник. При этом клетчатка переваривается, а лигнин выделяется с испражнениями. При прохождении через кишечник рачка древесные опилки теряют 50—95% исходной сухой массы.

В проточенных в дереве ходах происходит и размножение Limnoria. Летом каждая самка приносит 8—10, изредка до 30, осенью 1—4 молодых рачка. Вылезая из ходов, рачки при помощи брюшных ножек довольно быстро плавают спинной стороной вниз, но не удаляются дальше чем на 1 м от места рождения. Расселение лимнорий на далекие расстояния происходит пассивно, главным образом путем переноса течениями заражен-

ных рачками бревен, стволов, кусков дерева и т. д.

Заглатывание грунта и использование содержащегося в нем органического вещества распространено среди морских равноногих не менее широко, чем питание растениями. Многие представители Asellota, как мелкие, так и крупные, питаются именно таким образом. В особенности характерно питание грунтом для глубоководных равноногих. По мере увеличения глубины количество растительноядных и хищных видов равноногих постепенно уменьшается, и, начиная с 3—4 км и кончая предельными океаническими глубинами порядка 11 км, все равноногие оказываются грунтоедами. При этом некоторые из них способны сортировать грунт, заглатывая преимущественно наиболее мелкие его частицы с несколько повышенным содержанием органического вещества. Приблизительно таким же образом питаются обитатели подземных пресных вод, в частности подземные водяные ослики и Cirolanidae.

Немногие изоподы (менее 1%) — фильтраторы. К ним следует отнести виды семейства Arcturidae из подотряда Valvifera. Немало среди морских равноногих и хищников. Mesidotea при помощи чувствительных щетинок и цилиндров задних антенн разыскивает зарывшихся в грунт бокоплавов, полихет, личинок хирономид и других мелких животных, хватает их подклешнями передних грудных ножек и поедает. Нередко она нападает на рыб, в особенности попавших в рыболовные сети, и местами, например в низовьях наших северных рек, приносит заметный ущерб промыслу, так как портит улов. По-видимому, она может иногда распространяться вверх по рекам, прицепившись к мигрирующим рыбам. Astacilla охотится на различных мелких животных следующим образом: она держится задними грудными ножками за водоросли, ветви гидроидов или мшанок и приподнимает вытянутую переднюю часть тела так, чтобы длинные, богатые крепкими щетинками передние грудные ножки и чувствительные задние антенны были направлены вперед; в таком положении она легко хватает передними ножками свои жертвы, прежде всего разных мелких рачков (рис. 245).

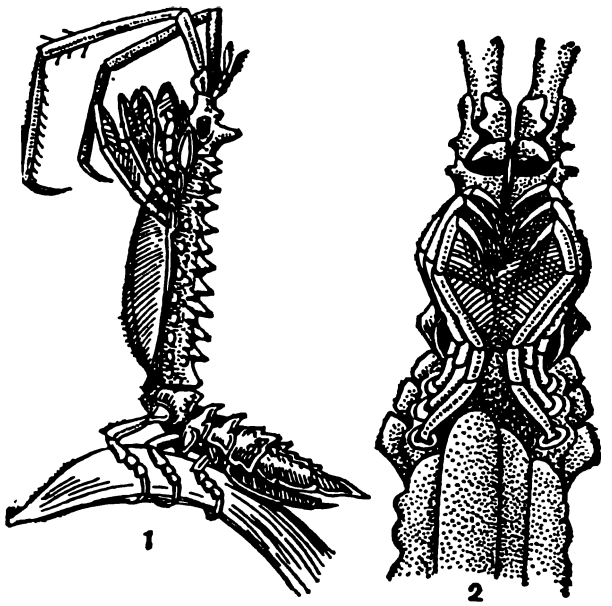


Рис. 245. Astacilla pusilla:
1 — в охотничьей позе сбоку; *2* — передняя часть тела рачка снизу.

Многочисленные представители семейства Cirolanidae образуют ряд постепенных переходов от хищничества к паразитизму. Виды родов Cirolana и Conilera нападают на рыб, правда преимущественно больных или попавших в сети, и на недавно слинявших десятиногих раков. Особенно охотно они поедают трупы рыб, оставляя от них буквально только кожу да кости. У этих родов ротовые придатки жующего типа. Виды рода Aega — временные паразиты рыб. Они быстро плавают, прочно прикрепляются тремя парами крючковидных передних грудных ног к коже рыб, там, где она тонкая (жабры, плавники, жаберные крышки), прокалывают ее колюще-сосущим ротовым аппаратом и сосут кровь рыб. Однако, наевшись, они оставляют своего хозяина. Наконец, виды подсемейства Cymothoinae (Cymothoa, Meinertia, Livoneca, Anilocra и др.) постоянно живут на рыбах, причем не только на жабрах, но и во рту, а также на поверхности тела. Они плотно прикрепляются к рыбе, благодаря тому что все (иногда за исключением последней пары) их грудные ножки крючковидны и концами внедряются в кожу хозяина. Иногда прикрепившиеся рачки обрастают кожей рыбы, образуя на ее поверхности опухоли. Самки Cymothoinae теряют двустороннюю симметрию, и часто тело их искривляется. Они паразитируют как на морских, так и на пресноводных рыбах. В бассейне Амура на теле многих рыб можно найти вздутия, в которых помещаются попарно крупная асимметричная самка и более мелкий симметричный самец Livoneca amurensis.

Помимо Cirolanidae, на рыбах паразитируют личинки (праницы) Gnathiidea (рис. 247, *1*). Они подплывают к рыбам, прикрепляются к их плавникам крючковидными передними ногами и начинают разрывать ими ткани хозяина, погружая все глубже свой колюще-сосущий ротовой аппарат, пока не доберутся до кровеносных сосудов. При этом они удерживаются в ране жвалами, как гарпунами, а сосущий хоботок составляют челюсти. Они сосут кровь чрезвычайно жадно. Средний отдел их кишечника переполняется кровью, и задняя часть груди раздувается настолько, что сегментация ее исчезает. Впоследствии кровь переходит в пищеварительные железы. Ее запасов хватает на всю жизнь рачка. После линьки личинок возникшие из них взрослые рачки больше не пи-

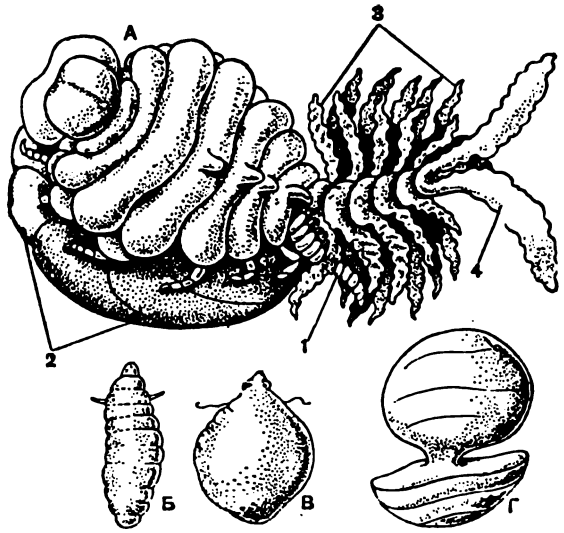


Рис. 246. Паразитические равноногие:

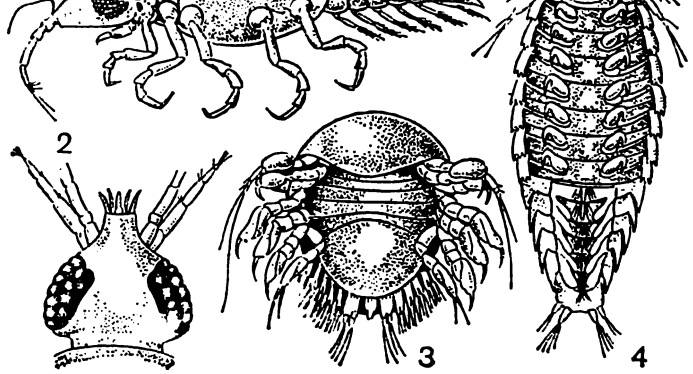
А — Cancricepon elegans, самка с выводковой сумкой и карликовым самцом (*1*); *Б, В, Г* — Liriopsis, молодая питающаяся самка (*Б, В*) и половозрелая непитающаяся самка (*Г*); *2* — выводковая сумка; *3* — плеоподы, *4* — уроподы.

таются, их ротовые придатки, за исключением жвал самца, редуцируются, а кишечник у некоторых родов частично даже зарастает.

Наиболее глубокие приспособления к паразитическому существованию свойственны подотряду Epicaridea, все представители которого паразитируют на различных ракообразных. Их организация, в особенности самок, в различной степени упрощена вплоть до полной потери сегментации и конечностей и превращения тела в бесформенный мешок. Самки представителей семейств Boryidae, Dajidae и Entoniscidae, поселяющиеся в жаберной полости креветок и крабов, а иногда (Dajidae) и мизид, в той или иной степени сегментированы, обычно асимметричны, ротовые придатки

Рис. 247. Личинки равноногих:

1 — праница Gnathia; *2* — ее голова; *3* — эпикаридиум Clypeoniscus; *4* — криптониспиум Portunion.



их превращены в сосущий хоботок, которым они сосут кровь своих хозяев. Выводковая сумка очень крупная и содержит большое число яиц. Самцы двустороннесимметричны, гораздо мельче самок и живут на них (рис. 246, *А*). Виды семейства Cryptoniscidae паразитируют на самых различных ракообразных — на ракушковых, усоногих, мизидах, кумовых, других равноногих, бокоплавах, клешненосных осликах. Половозрелые самки Cryptoniscidae имеют мешковидное тело, без всяких следов сегментации и конечностей, с хоботком на переднем конце, которым они протыкают покровы хозяина и сосут его кровь. Такие самки образуются из маленьких самцов, сохраняющих основные признаки равноногих. Таким образом, Cryptoniscidae, в отличие от других раздельнополых Epicaridea, представляют собой протерандрических гермафродитов: при созревании они становятся самцами, а затем преобразуются в самок.

Среди Cryptoniscidae особенно интересны роды Dunalia и Liriopsis, паразитирующие на корнеголовых ракообразных Sacculina и Peltogaster, которые в свою очередь паразитируют на крабах и раках-отшельниках (с. 339). Самка Dunalia помещается в жаберной полости пораженного саккулиной краба, но своим длинным хоботком через покровы краба достигает ответвлений «корней» саккулины и питается за ее счет. Срок продолжительности жизни Dunalia (2—3 месяца) значительно меньше, чем саккулины, так что наступает момент, когда паразит освобождается от своего сверхпаразита. Молодые самки Liriopsis овальные, прикрепляются к мешковидному телу Peltogaster и сосут его соки. Затем животное проникает в мантийную полость Peltogaster, округляется, тело его перешнуровывается на две части, оно прекращает питаться и достигает половозрелости (рис. 246, *Б—Г*).

Все Epicaridea имеют свободноплавающих личинок, при помощи которых они расселяются и заражают своих хозяев.

Размножение у подавляющего большинства равноногих происходит так же, как у других перакарид. Однако, помимо раздельнополых видов, среди паразитических видов, как уже упоминалось, есть протерандрические гермафродиты (Cymothoinae, Cryptoniscidae), а для Cyathura carinata описана протогиния. Наконец, среди мокриц известно несколько видов, которым свойственно партеногенетическое размножение — явление исключительно редкое у высших ракообразных.

Половой диморфизм у раздельнополых видов, если исключить Epicaridea, проявляется главным образом в строении передних брюшных ножек, приспособленных у самцов для копуляции, и нередко в различиях размеров самцов и самок: у водяных осликов, например, самцы крупнее самок, но у некоторых других видов наблюдаются обратные соотношения. У Gnathiidea самцы

имеют жвалы, отсутствующие у самок (табл. 51, *1*, *2*). У ряда Sphaeromatidae у самцов две передние пары грудных ножек снабжены подклешнями, а у самок только одна.

Половому процессу предшествует длительное спаривание. Самец удерживает самку грудными ножками, располагаясь на ее спинной стороне и ожидая ее линьки. У водяных осликов перенос спермы возможен только в течение 10 ч после линьки самки, когда ее половые отверстия расширены и не образовались пластинки выводковой сумки. Линька всегда происходит в два приема: сначала старый панцирь сбрасывается с задней, а потом с передней части тела. В промежуток между этими двумя линьками самец своими копулятивными брюшными ножками переносит сперму в половые пути самки. Через 2—10 ч у самки образуется выводковая сумка, и туда откладываются оплодотворенные в половых путях яйца. Число их различно у разных видов, причем по мере развития оно уменьшается, так как часть яиц вываливается из выводковой сумки и погибает. Так, у водяного ослика из 150 откладываемых сначала яиц к концу развития остается 80, у Idotea из 30—40 только 4—6, у Jaera albifrons из 15—16 не больше 12, а обычно 3—4 яйца. Наибольшее число яиц, как и у других животных, образуется у паразитических видов. В выводковой сумке Cymothoa oestrum насчитывается 2450 яиц. Наоборот, очень низкой плодовитостью отличаются подземные и глубоководные виды. Мелкие интерстициальные виды Microcharon носят в сумке всего 1—2 яйца. Из всех равноногих только некоторым Gnathiidea, в частности роду Paragnathia, свойственно живорождение. Из половых отверстий самок сразу выходят подвижные личинки на стадии манка, и выводковой сумки не образуется. У всех остальных яйца развиваются в выводковой сумке. Движения ее пластинок приводят к тому, что вода все время омывает яйца и молодь. У мокриц полость выводковой сумки увлажняется за счет водопроводной системы покровов, но у некоторых видов на брюшной стороне тела яйценосных самок образуются пальцевидные выросты, выделяющие влагу в выводковую сумку. Из яиц в выводковой сумке выходят молодые рачки, находящиеся, так же как у кумовых и некоторых других отрядов, на стадии манка. Обычно эти молодые рачки отличаются от взрослых главным образом недоразвитием последней пары грудных ножек, но у Gnathiidea и Epicaridea стадия манка имеет ряд специальных приспособлений к активному существованию и поискам хозяина, на котором этой или последующим стадиям предстоит паразитировать.

О стадии манка Gnathiidea, носящей специальное название праница, уже говорилось выше (с. 369). У Epicaridea эта стадия называется э п и к а р и д и у м. Эпикаридиум обычно достигает длины 0,2—0,35 мм и активно плавает при помощи крупных задних антенн и брюшных ножек. Грудные ножки его крючковидные (рис. 247, *3*). Он питается только за счет желтка, унаследованного от яйца. Судя по наблюдениям над Portunion эпикаридиум прикрепляется к планктонным веслоногим и после линьки превращается в паразитическую стадию м и к р о н и с ц и у м, которая теряет членистые конечности и плавательные щетинки, но, слиняв несколько раз, дает начало новой свободноживущей стадии — к р и п т о н и с ц и у м у. Криптонисциум имеет нормальную сегментацию, 7 пар крючковидных грудных и 6 пар плавательных брюшных ножек, хорошо развитые антенны (рис. 247, *4*). Он отыскивает раков, которые служат окончательными хозяевами данному виду паразита, прикрепляется к ним, линяет и начинает преобразовываться во взрослую стадию. У раздельнополых Epicaridea криптонисциум, прикрепившийся к еще не зараженному хозяину, превращается в самку. Если же личинка садится поблизости от уже имеющейся самки, она становится самцом, причем ее облик меняется незначительно: редуцируются только глаза, антенны, плавательные ножки, но характер сегментации и строение грудных ножек остаются прежними. У протерандрических гермафродитов Cryptoniscidae личинка криптонисциум, садясь на хозяина, без всякой линьки превращается в самца, так как в ней развиваются семенники. Затем в половых железах, помимо сперматозоидов, начинают созревать яйца, паразит несколько раз линяет, постепенно теряя при этом сегментацию, конечности и другие признаки ракообразных, и в конце концов приобретает мешковидную форму, характерную для половозрелой самки.

Партеногенетическое размножение известно у некоторых видов мокриц из рода Trichoniscus (T. elisabethae, T. provisorius), а также у обычных широко распространенных мокриц Armadillidium vulgare и Cylisticus convexus. Все эти виды распадаются на отдельные расы, различающиеся по числу хромосом. Расы с обычным диплоидным числом хромосом включают и самцов, и самок, и у них размножению предшествует оплодотворение яиц. Наряду с ними существуют расы с триплоидным числом хромосом (у Trichoniscus диплоидное число хромосом 16, триплоидное 24), представленные исключительно самками, к которым иногда добавляются в ничтожном количестве (менее 1,6%) самцы. Яйца триплоидных самок при созревании не испытывают второго редукционного деления и оказываются способными к развитию без оплодотворения. Такие размножающиеся партеногенетически расы приурочены к сравнительно неблагоприятным условиям существования, в частности к засушливым местам, и обычно обитают близ границ области распространения каждого данного вида.

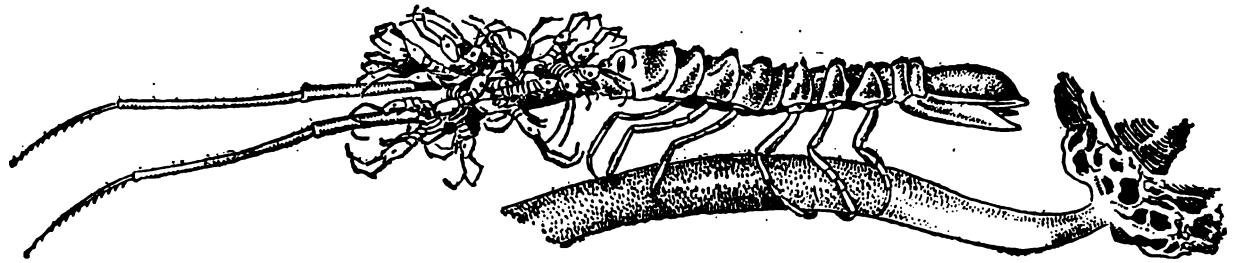
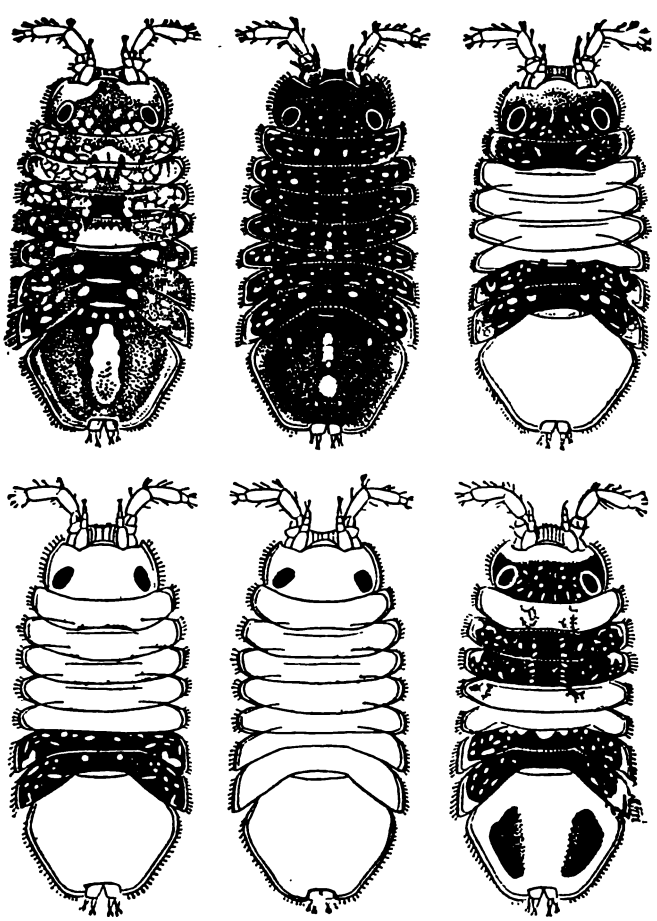


Рис. 248. Arcturus ulbani, самка с молодью.

У свободноживущих равноногих, как водных, так и сухопутных, вышедшие из яиц и находящиеся на стадии манка молодые рачки некоторое время остаются в выводковой сумке матери и линяют там два или три раза. После этого, будучи еще на той же стадии, рачки покидают выводковую сумку матери. У морских видов из семейства Arcturidae молодь перебирается из выводковой сумки матери на ее длинные задние антенны и некоторое время живет на них (рис. 248). Позднее молодые рачки время от времени линяют и в конце концов достигают половозрелости. Промежутки между линьками и число их до достижения половозрелости различны у разных видов. Так, у мокрицы Porcellio эмбриональное развитие длится 35 суток, первая стадия манка продолжается 21 сутки, из которых 16 приходится на пребывание в выводковой сумке, вторая и третья — по 23 суток, а всего до возникновения вполне сформированного, но еще неполовозрелого рачка требуется 102 суток. У морского рачка Sphaeroma rugicauda при температуре 15 °С яйца в выводковой сумке развиваются 45 суток, у обычного водяного ослика под Москвой — от 14 суток в мае до 22 суток в августе. Самки водяного ослика достигают половозрелости через 50—55 суток после рождения, перелиняв за это время 13—15 раз.

Рис. 249. Изменчивость окраски Jaera albifrons.



Общая продолжительность жизни установлена для немногих видов. Мокрица Oniscus asellus живет 3—4 года, Aega — не менее $2^1/_4$ лет, водяной ослик — около 2 лет, Cryptoniscidae — менее полугода.

Как уже указывалось, большинство известных видов равноногих ракообразных обитает в море, где они встречаются от приливо-отливной зоны до предельных океанических глубин. Литораль населена небольшим числом видов, из которых наиболее характерны представители родов Jaera и Sphaeroma. J. albifrons и J. marina широко распространены в северной части Атлантического океана, а первая из них обычна также в Баренцевом и Белом морях. Окраска этих рачков очень изменчива: некоторые особи целиком темные, у других вдоль тела проходит темная полоса, у третьих темная голова или плеотельсон и т. д. (рис. 249). Соотношение особей с разным типом окраски в различных поселениях рачков различно. Специальные исследования по скрещиванию между собой различно окрашенных особей показали, что каждый тип окраски зависит от определенного гена. Одни из них доминантны, другие рецессивны. Есть гены некоторых типов окраски, сцепленные с генами пола. Это значит, что определенный тип окраски встречается только у самцов или, наоборот, только у самок. Некоторые поселения рачков обеднены генами по сравнению с другими, и соответственно разнообразие окраски составляющих их особей меньше. Таким образом, окраска Jaera определяется совершенно иначе, чем у Idotea (см. 369).

На морских мелководьях, глубже приливо-отливной зоны, богатство фауны равноногих воз-

растает. Среди водорослей, в зарослях гидроидов и мшанок преобладают виды с узким телом, позволяющим рачкам пролезать между ветвями, например различные виды Idotea, Arcturidae и др. На мягких илистых грунтах обитают уплощенные сверху вниз равноногие вроде Mesidotea, Synidotea, Serolidae и др. Зарывающиеся в мягкий грунт виды часто имеют удлиненное цилиндрическое тело (Anthuridea, Gnathiidea, Ischnomesidae и др.). На больших океанических глубинах обитают почти исключительно представители подотряда Asellota. Этот подотряд явно тяготеет к холодным водам. Его виды многочисленны на мелководьях в высоких и умеренных широтах северного и южного полушарий, а также на больших глубинах всего Мирового океана, но почти не встречаются на тропических мелководьях.

Для многих глубоководных Asellota характерны удлиненные грудные ножки, препятствующие погружению их тела в мягкий грунт (табл. 51, *8*, *11*, *12*), а также антенны, богатые чувствительными щетинками и цилиндрами.

Интересна наблюдающаяся у многих глубоководных изопод (но далеко не у всех) тенденция к увеличению размеров тела по мере увеличения глубины. Чем глубже обитает какой-нибудь вид определенного рода, тем крупнее его размеры по сравнению с близким видом с меньшей глубины. Например, длина тела видов рода Haplomesus с глубины менее 3 км не достигает 5 мм, а H. gigas с глубины 8330—8430 м имеет длину 15 мм. Физиологические причины этого явления, названного глубоководным гигантизмом, остаются невыясненными.

Среди морских мелководных равноногих многие способны переносить значительные колебания солености. Jaera albifrons и Cyathura carinata (табл. 51, *7*) часто встречаются в опресненных участках моря и даже заходят в пресные воды. Mesidotea entomon (табл. 51, *5*) обитает преимущественно в солоноватых или даже в пресных водах, причем при большом опреснении она достигает более крупных размеров. В западной части Балтийского моря наибольшая длина самцов 50 мм, а в опресненной восточной — более 80 мм. Этот вид населяет Средний и Южный Каспий и некоторые озера, покрывавшиеся во время великого оледенения морем.

Фауна пресноводных равноногих значительно беднее морской. Наиболее широко распространено и обильно видами чисто пресноводное семейство водяных осликов (Asellidae). Обыкновенный водяной ослик (Asellus aquaticus, табл. 51, *3*) обитает во множестве стоячих водоемов всей Европы, исключая Пиренейский полуостров. На Кавказе, кроме него, известен близкий вид A. monticola. На значительном протяжении Азии водяные ослики отсутствуют. Только в Байкале живет пять присущих лишь этому озеру видов. Кроме того, по одному эндемичному виду есть в Ципоципиканских озерах (бассейн Витима), в бассейне Иртыша и в бассейне Уссури. Местонахождения этих видов могут считаться остатками некогда более широкого распространения рода Asellus. Далее, вдоль восточного берега Азии, включая северную Японию и северный Китай, широко распространен близкий к A. aquaticus вид водяного ослика — A. hilgendorfi. В Западной Европе наряду с A. aquaticus встречаются и некоторые другие виды водяных осликов, в частности A. meridianus, A. banyulensis и т. д. Как правило, A. aquaticus и A. meridianus, обладающие чрезвычайно сходной биологией, тем не менее не живут вместе в одном водоеме. Между ними существуют антагонистические отношения. A. aquaticus постепенно вытесняет A. meridianus, но механизм этого вытеснения, так же как и в других подобных случаях (с. 384, 408), разгадать пока не удалось. Есть особые виды водяных осликов в наземных водоемах Северной Америки и Северной Африки.

Много видов водяных осликов приспособилось к жизни в подземных пресных водах. Такие виды известны из Закавказья, Европы (особенно много их на Балканском полуострове), бассейна Амура и Японии. Только в подземных водах обитают особые роды этого семейства — Stenasellus, Stygasellus и Johanella. Несколько видов Stygasellus населяют только Португалию, Johanella найдена лишь в одном ключе в Северной Африке, а Stenasellus имеет очень широкое, но разорванное распространение. Наибольшее число видов этого рода приурочено к пещерам стран, лежащих к северу от Средиземного моря (южная Франция, Италия, Пиренейский полуостров, Балканы), 4 вида открыто в подземных водах экваториальной Африки, а один вид обитает в теплом источнике Ходжа-Койнар (горная система Кугитангтау, Восточная Туркмения), температура воды которого круглый год равняется 20—22 °С. По всей вероятности, Stenasellus — очень древний род тропического происхождения, сохранившийся только в подземных водах.

Помимо водяных осликов, в пещерах Европы обитают своеобразные роды Typhlocirolana, Caecosphaeroma, Cirolanides, Typhlosphaeroma, принадлежащие к морским семействам Sphaeromatidae и Cirolanidae. Вместе с некоторыми другими животными они образуют группу видов морского происхождения в составе пресноводной подземной фауны.

Морское происхождение свойственно также чрезвычайно мелким равноногим, обитающим в интерстициальных пресных и морских водах. Как и другие представители интерстициальной фауны, они имеют длинное червеобразное тело и укороченные конечности, что позволяет им активно передвигаться по узким пространствам между песчинками и другими частицами грунта. Род Mic-

rocharon (табл. 51, *13*) объединяет 16 видов и 5 подвидов, большинство из них обитает в пресных грунтовых водах бассейна Средиземного моря, но один вид известен из Закавказья, а два из Средней Азии, причем M. halophilus, известный из пещеры Каптархана в восточной Туркмении, живет в соленом подземном озере, соленость воды которого равняется 12‰. Кроме этих обитателей внутренних водоемов, к роду Microcharon принадлежат еще два вида из интерстициальных морских вод Ла-Манша. Нет особых сомнений в том, что виды этого рода переселились из системы морских в систему пресных интерстициальных вод. Сходная история расселения приписывается и интерстициальному семейству Microcerberidae (подотряд Microcerberidea). Только к пресным водам приурочен ныне подотряд Phreatoicidea. Относящиеся к нему 50 видов распространены в Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Южной Африке и Индии как в наземных, так и в подземных водах. Однако в ископаемом состоянии они известны из морских отложений пермского периода на территории Архангельской области, Великобритании, ГДР и ФРГ. Очевидно, в конце палеозоя они жили в море и населяли северное полушарие, а до наших дней сохранились только в пресных водах некоторых стран южного полушария.

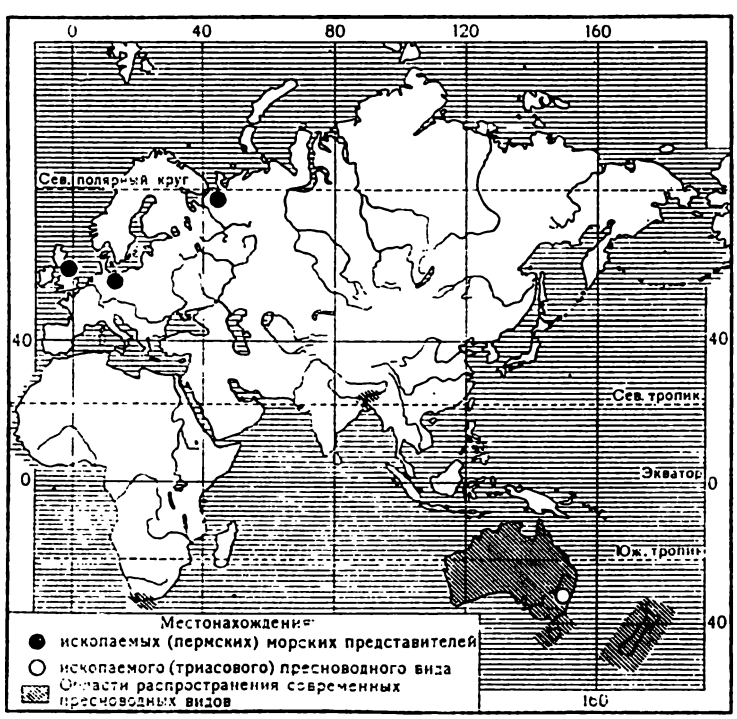
К жизни на суше приспособился только один подотряд равноногих — Oniscoidea, или мокрицы. Они обитают во всех ландшафтных зонах земли, но особенно многочисленны и разнообразны в степях. Наиболее примитивные из них — представители рода Ligia — еще связаны с морем. Ligia живет на морских берегах и может длительное время существовать под водой. В условиях эксперимента эти мокрицы оставались под водой более 80 суток, причем нормально питались в таких условиях. Так же тесно связаны, но с пресными водами виды рода Ligidium, часто находимые в ручьях и ключах. Для всего семейства Ligiidae, к которому принадлежат оба названных рода, характерно отсутствие приспособлений к дыханию атмосферным воздухом. Все остальные мокрицы существуют совершенно независимо от водоемов и представляют собой настоящих сухопутных животных. Однако они могут жить только в условиях повышенной влажности, обеспечивающей их нормальное дыхание и размножение. Поэтому они выработали ряд приспособлений, благодаря которым заселили даже такие, казалось бы, не подходящие для них местообитания, как пустыни.

Эти приспособления направлены главным образом на то, чтобы свести к минимуму потерю влаги организмом, что достигается разными способами. Все мокрицы активны только ночью, что защищает их от действия солнечных лучей. Светлое время суток они проводят зарывшись в поверхностный слой почвы, спрятавшись под камнями, в различных других укрытиях или в норах, которые выкапывают и в которых поддерживается повышенная влажность. Есть мокрицы, живущие в норах грызунов и муравейниках. Ночью они поедают растения, получая не только пищу, но и влагу. В условиях эксперимента, да и в природе они отрицательно фототропичны: активно стремятся уйти от света, чтобы избежать высыхания. Для большинства мокриц смертельно пребывание в условиях влажности воздуха менее 86% насыщения, причем Oniscus с менее совершенными ложными трахеями погибает раньше, чем Porcellio, ложные трахеи которого более сложны.

При помещении мокриц в условия пониженной влажности они сначала очень быстро теряют воду, но затем этот процесс замедляется, благодаря тому что из крови выделяются некоторые вещества, увеличивающие непроницаемость покровов. С другой стороны, испарение влаги позволяет мокрицам в известных пределах регулировать температуру своего тела, избегать перегрева. Разница между температурой нагретого солнцем до 36 °С пляжа и температурой тела Ligia равняется 8 °С, для Oniscus и Armadillidium эта разница составляет 4—5, для Porcellio — 2—3 °С. Все эти морфологические и физиологические особенности позволяют утверждать, что из всех ракообразных мокрицы наиболее полно приспособились к жизни на суше.

Практическое значение равноногих, несмотря на их широкое распространение и видовое разнообразие, довольно ограниченно.

Рис. 250. Географическое распространение ныне живущих и ископаемых Phreatoicidea.



С одной стороны, они приносят некоторый вред человеку, поскольку Limnoria и Sphaeroma разрушают деревянные сооружения в море, Cymothoidae и Aegidae и некоторые Cirolanidae паразитируют на рыбах и кальмарах, а мокрица Hemilepistus zachvatkini объедает луговую растительность в Узбекистане. Но, с другой стороны, мокрицы, перерабатывая значительное количество растений, способствуют увеличению плодородия почвы. В особенности важную роль в этом деле играют виды рода Hemilepistus в пустынях, где они выполняют такую же огромную работу, как земляные черви в других климатических зонах. Кроме того, обладая высокой калорийностью, многие равноногие используются в пищу бентосоядными рыбами, но никогда не играют роли основных пищевых объектов.

ОТРЯД РАЗНОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ, ИЛИ БОКОПЛАВЫ (AMPHIPODA)

Бокоплавов хорошо знают не только зоологи, но и все рыбаки. В разных частях СССР местные жители называют их по-разному: «стонога» на Каспии, «мормыш» или «мормышка» на Урале и в Западной Сибири, «бармаш» на Байкале и в Восточной Сибири. На Байкале существует подледный зимний промысел омуля — «бармашенье»: бокоплавов из окрестных озер живьем привозят в бочках на Байкал, пробивают во льду проруби и горстями швыряют туда рачков, привлекая таким образом омуля, которого ловят на поддев. Широко известно кормовое значение бокоплавов для рыб. Они служат удильщикам прекрасной наживкой. Рыбоводы перевозят их вместе с мизидами во вновь созданные водохранилища для улучшения условий откорма рыб. Делались попытки искусственного разведения этих рачков на рыбоводных заводах. В естественных условиях многие рыбы используют в пищу бокоплавов, а некоторые, как например форели, питаются исключительно ими. Наряду с этим также хорошо известно, что бокоплавы в отдельных случаях портят рыболовные сети и объедают попавших в них рыб.

Бокоплавы подобно равноногим распространены очень широко. Наибольшее число их видов обитает в море, где они населяют все глубины и живут как на дне, так и в толще воды. Только в море встречается и небогатая видами группа бокоплавов, приспособившаяся к паразитированию на китах — так называемые *китовые вши* (семейство Cyamidae). В пресных водах видовое разнообразие бокоплавов гораздо меньше, чем в море; по необычайному богатству видами из всех пресных водоемов выделяется замечательное озеро Байкал. Один из видов обитает в озере Титикака в южноамериканских Кордильерах на высоте 4000 м над уровнем моря. Довольно богата и разнообразна фауна бокоплавов подземных пресных вод. Однако, в отличие от равноногих, бокоплавы не сумели приспособиться к сухопутному существованию. Правда, есть виды бокоплавов, бóльшую часть жизни проводящие на суше, — это так называемые «морские блохи» семейства Talitridae. Обычно они живут только на морских пляжах или в других местах в непосредственной близости от моря и остаются с ним очень тесно связанными. Всего в настоящее время известно около 4500 видов бокоплавов.

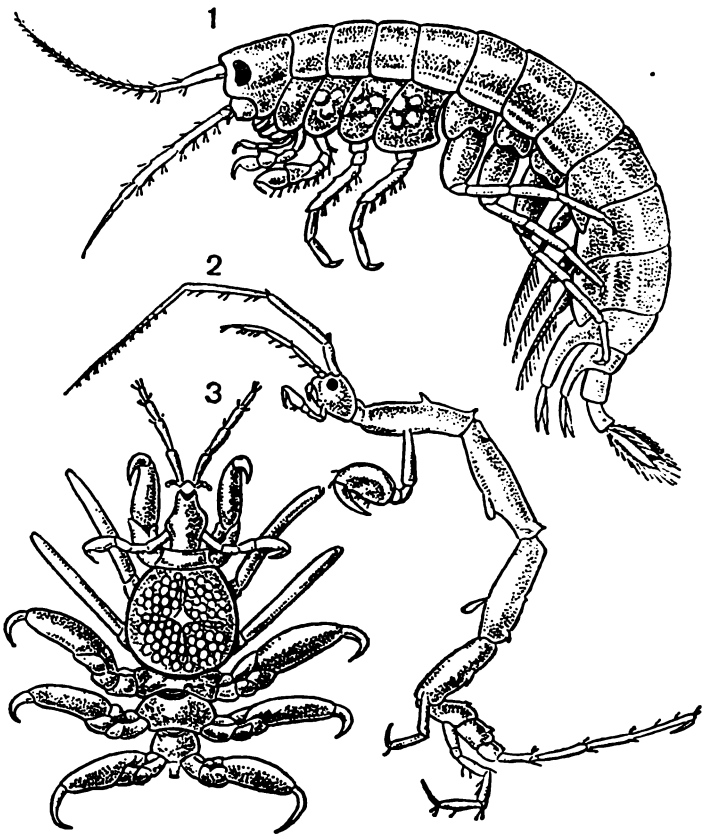


Рис. 251. Строение бокоплавов:
1 — Gammarus; *2* — Caprella anatifera; *3* — Paracyamus boopis.

По строению бокоплавы во многом сходны с равноногими ракообразными, однако тело их часто бывает сжато с боков, а не сверху вниз, как у равноногих. Впрочем, и среди бокоплавов есть виды с уплощенным в спинно-брюшном направлении, а также с цилиндрическим телом. Голова, так же как у равноногих, срастается с первым, изредка с двумя первыми грудными сегментами, а карапакс отсутствует. Глаза сидячие и расположены по бокам головы. У пелагических Phronima каждый глаз разделен на две, а у семейства Ampeliscidae даже на 3 части (табл. 52, *12*). С другой стороны, у Oedicerotidae оба глаза на спинной стороне соединяются так, что образуется один громадный непарный глаз. Глубоководные и подземные виды, как это обычно бывает, слепы, но у не-

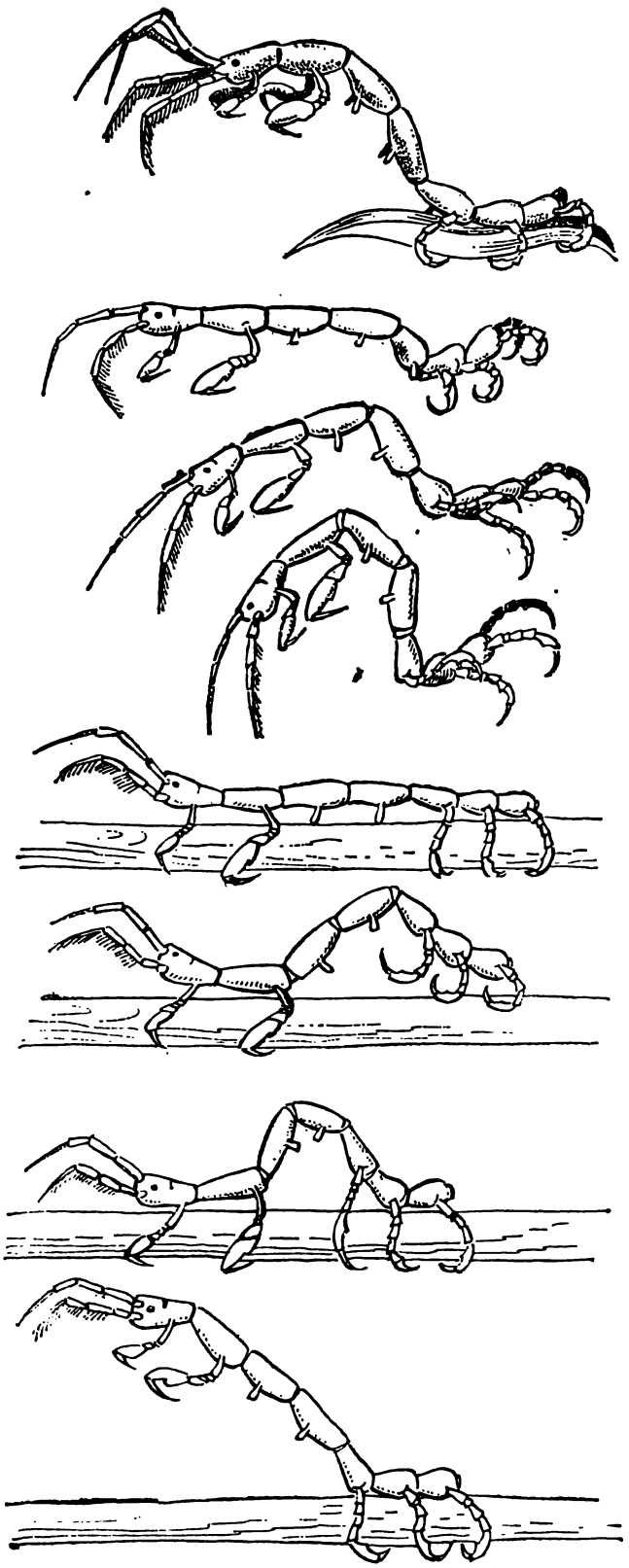


Рис. 252. Движения Caprella.

которых из них на месте глаз находятся темные, лишенные фасеток «глазные пятна», назначение которых остается неизвестным. Под покровами головы, близ ее спинной стороны, у многих бокоплавов имеется пара статоцистов, с 1—3 статолитами в каждом. Обе пары антенн обычно длинные и снабжены чувствительными цилиндрами и щетинками. Ротовые придатки жующего типа.

Конечности всех семи свободных грудных сегментов устроены по-разному, что и отражено в названии отряда «разноногие». Первые две пары ножек обычно снабжены подклешнями, в редких случаях имеются настоящие клешни или эти ножки не специализированы как хватательные. У следующих двух пар ножек когти обращены назад, а у последних трех пар — вперед. У некоторых планктонных глубоководных видов подклешни есть не только на передних, но и на следующих за ними или даже на всех парах грудных ножек. При помощи этого приспособления рачки временно прикрепляются к медузам и гребневикам, которыми питаются. У видов, ползающих по водорослям, гидроидам и т. д., когти задних грудных ножек заметно удлинены; особенно сильно они развиты на задних ногах паразитических Cyamidae, которые вонзают их в кожу китов и таким образом прочно прикрепляются к хозяину. У этого семейства, а также у семейства морских козочек (Caprellidae) третья и четвертая пары грудных ног редуцированы.

У всех бокоплавов эпиподиты грудных ножек, за исключением ног первой пары, а иногда и некоторых других, превращены в листовидные тонкостенные жабры. Во многих случаях жабры складчатые, благодаря чему увеличивается их дыхательная поверхность, а иногда они снабжены пальцевидными выростами. Поскольку дыхание осуществляется придатками грудных ножек, сердце целиком помещается в грудном отделе. У половозрелых самок к некоторым из грудных ножек с внутренней стороны от жабр прикреплены пластинки выводковой сумки. В отличие от равноногих, кумовых и других выводковая сумка бокоплавов не исчезает после конца каждого периода размножения.

Брюшной отдел состоит из 6 сегментов. Обычно он несколько короче грудного, но имеет такую же ширину. Однако у многих планктонных бокоплавов он сужен, благодаря чему все тело приобретает каплевидную форму (рис. 253, *1*). Конечности трех передних брюшных сегментов приспособлены для плавания. Их ветви многочлениковые и снабжены многочисленными плавательными щетинками. Конечности трех задних брюшных сегментов направлены назад, и ветви их не расчленены (за исключением наружных ветвей последней пары, которая часто состоит из 2 члеников). Это прыгательные ножки, или уроподы. У представителей подотряда Laemodipodea, в

который объединяются морские козочки и китовые вши, брюшной отдел очень сильно укорочен и лишен сегментации, а брюшные ножки редуцированы и нередко отсутствуют совсем. У бедного видами подотряда Ingolfiellidea плавательные ножки превращены в маленькие нерасчлененные пластинки. За брюшным отделом следует короткий тельсон, имеющий форму треугольника, овала или расщепленный выемкой на две лопасти.

Покровы тела бокоплавов часто гладкие, но во многих случаях вооружены различными килями, зубцами и шипами. Такая скульптура покровов иногда имеет защитное значение. Среди многочисленных бокоплавов Байкала часть гладкие, а часть «вооруженные». В кишечниках байкальских бычков, питающихся преимущественно бокоплавами, резко преобладают гладкие виды. Очевидно, «вооруженные» в какой-то мере защищены от нападения бычков.

Бокоплавы, как правило, окрашены довольно однообразно в буроватый, зеленоватый и желтоватый цвета. Исключение составляют байкальские виды, среди которых есть пестрые, синие, красные, зеленые (табл. 52, *1*, *4*, *5*, *7*). Глубоководные и подземные виды бесцветны, но среди планктонных глубоководных видов есть и красные, как например Cyphocaris (табл. 52, *13*), Paracyphocaris и ряд близких родов.

Зеленоватая окраска пресноводного Gammarus вызывается каротиноидами, вырабатываемыми из содержащихся в поедаемых рачком растениях каротинов. В аквариуме представителей лишенной пигмента подземной расы Gammarus содержали в течение длительного времени в полной темноте и в условиях постоянного освещения. Независимо от этого они приобретали нормальную зеленоватую окраску, если получали в пищу растения. Однако есть и наследственные факторы, определяющие окраску. Изредка наряду с зеленоватыми встречаются красные особи бокоплавов. Эксперименты по скрещиванию их между собой и с нормальными особями показали, что окраска зависит от трех пар генов, причем ген зеленоватой окраски резко доминирует.

В соответствии с различным строением ног движения разноногих весьма разнообразны. Большинство этих рачков может ползать по дну и растениям, перебирая грудными ногами, плавать при помощи передних брюшных ножек и прыгать, отталкиваясь от субстрата задними брюшными ножками. Следует иметь в виду, что название всего отряда «бокоплавы» неточно. Только в очень мелких ручьях или у самого берега водоема рачки действительно плавают на боку, а там, где глубина это позволяет, они плавают спиной вверх, но нередко лежат на грунте на боку. Однако поскольку их легче всего заметить на самой ничтожной глубине, за ними и утвердилось заведомо неверное название.

Большинство бокоплавов передвигается всеми тремя упомянутыми способами, переходя с одного на другой в зависимости от обстоятельств. Даже морские козочки, несмотря на отсутствие плавательных брюшных и средних грудных ножек, могут не только ползать по водорослям и гидроидам, но и плавать, изгибая тело. Полусухопутные Talitridae прекрасно прыгают на расстояние до 30 см и даже больше. Но наряду с такими донными, придонными и полусухопутными обитателями

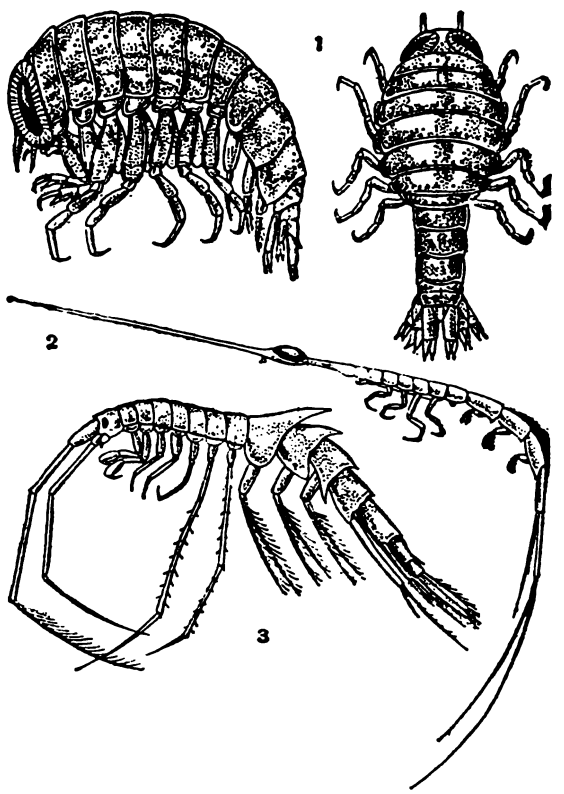


Рис. 253. Планктонные бокоплавы:
1 — Hyperia galba (с боку и сверху); *2* — Rhabdonectes armatus; *3* — Macrobectopus branickii.

Рис. 254. Niphargoides similis, зарывшийся в грунт и поедающий комочки детрита.

существуют и настоящие планктонные бокоплавы, плавающие всю жизнь. Это, во-первых, все многочисленные виды подотряда Hyperiidea и, во-вторых, отдельные представители самого обширного подотряда бокоплавов — Gammaridea.

Планктонные бокоплавы характеризуются очень тонкими, часто прозрачными покровами и присутствием в теле жировых включений, что уменьшает их плотность и облегчает парение в воде. У Hyperiidea тело обычно каплеобразное, благодаря тому что передняя его часть широкая, вздутая, а задняя сужена. Интересно, что одно также планктонное, но совершенно неродственное им семейство Hyperiopsidae, принадлежащее к подотряду Gammaridea, имеет очень сходное строение тела. Вероятно, при такой его форме сопротивление воды при движении рачка вперед минимально. У некоторых гипериид тело, наоборот, тонкое, стрелообразное (рис. 253, *2*). Обычно у планктонных бокоплавов сильно развиты плавательные ножки, а прыгательные выполняют функцию рулей глубины. У мелководных и полуглубоководных Hyperiidea почти всегда увеличены размеры глаз, которые могут покрывать всю или почти всю голову. Прямых наблюдений над функциями этих громадных глаз не производилось, но можно предполагать, что с их помощью рачки находят добычу. Кроме того, глаза имеют немаловажное значение при суточных вертикальных миграциях, весьма характерных для мелководных гипериид. Все планктонные бокоплавы, за одним исключением, обитают в море и совершенно не переносят опреснения. Единственный пресноводный планктонный представитель этого отряда — Macrohectopus branickii — живет в Байкале.

Донные бокоплавы нередко также плавают довольно продолжительное время. Например, половозрелые самцы широко распространенной в озерах северной части Европы и Америки, в опресненных участках Балтийского моря и в Каспии Pontoporeia affinis отличаются от самок удлиненными задними антеннами и бо́льшую часть жизни проводят в толще воды, отыскивая ползающих по дну самок. Некоторые донные виды (Bathyporeia, Corophium) ночью покидают дно и поднимаются к поверхности воды.

Многие бокоплавы охотно и быстро зарываются в грунт. Обычно они втыкают в грунт задние, а иногда и передние антенны и начинают разгребать его грудными ножками, отбрасывая частицы грунта хватательными передними ножками. Иногда это происходит с очень большой быстротой. На песчаных побережьях Азовского и средней и южной части Каспийского моря можно наблюдать, как каждая набегающая волна выносит на берег массы бокоплава Niphargoides (Pontogammarus) maeoticus. Когда волна начинает отступать, рачки зарываются в грунт до появления следующей волны, заставляющей их вылезать из грунта, а потом повторяется все сначала. Способность зарываться в грунт облегчает некоторым понтокаспийским видам распространение вверх по рекам, так как рачки, таким образом, могут противостоять течению и не сноситься вниз. Например, Niphargoides (Pontogammarus) sarsi населяют всю Волгу вплоть до ее верхнего течения, закапываясь в песчаный грунт реки.

Другие виды вырывают в грунте настоящие норы, а некоторые строят из грунта трубки или убежища иной формы. Некоторые виды подземного рода Niphargus роют в мягком грунте подземных озер довольно сложные туннели с несколькими входами и с расширениями — «жилыми камерами». Представители многих семейств подотряда Gammaridea (Ampeliscidae, Corophiidae, Aoridae, Amphithoidae, Photidae и др.) обладают одноклеточными железами, расположенными в средних члениках задних грудных ножек или в боковых пластинках грудного отдела и открывающимися в когтях грудных ног. Эти железы вырабатывают секрет, при помощи которого рачки при строительстве трубок и домиков скрепляют частицы грунта, обрывки водорослей и т. д.

Все Corophiidae живут в построенных ими трубках. Corophium volutator цементирует секретом стенки вырываемого им туннеля длиною 4—8 см, а перед наступлением зимы углубляет туннель до 20 см. C. curvispinum прикрепляет свои трубки к поверхности грунта, камней, раковин моллюсков, а также к днищам судов. Благодаря своим прикрепленным к судам домикам этот каспийский вид распространился очень широко: суда развезли его по всей Волге и другим русским рекам, он проник в бассейн Балтийского моря и даже в Великобританию. При строительстве убежищ корофииды пользуются удлиненными задними антеннами, которыми они захватывают подходящий строительный материал (рис. 255).

Массовые морские Ampeliscidae строят из песка или ила небольшие тонкостенные мешковидные домики, вмещающие только тело рака, а его голова с антеннами торчит наружу. Leptocheirus сооружает из частиц грунта или обрывков растений нечто вроде купола над веткой гидроида или водоросли, служащей как бы полом его жилища. Microdeutopus, Microprotopus и другие из того же материала, иногда с добавлением собственных экскрементов, делают трубки с входным и выходным отверстиями. При этом внутри трубки им приходится многократно поворачиваться вокруг собственной оси, поскольку цементные железы, как уже упоминалось, открываются в когтях грудных ног, и рачок может цементировать какой-нибудь участок хода, будучи обращен к нему только брюшной стороной тела.

Донные бокоплавы, не зарывающиеся в грунт и не делающие нор и домиков, обыкновенно прячутся среди водорослей, зарослей гидроидов и

губок или под камнями, в расселинах скал и т. д. Многие представители семейства Leucothoidae живут в каналах губок и в мантийной полости асцидий, пользуясь этими животными только как местом поселения. Морские козочки ползают по водорослям и ветвям гидроидов и, держась за них тремя парами задних грудных ножек, приподнимают остальное тело так, чтобы иметь возможность схватывать проплывающих мимо животных хватательными передними ножками. Их охотничья поза напоминает соответствующее положение тела равноногих рачков Astacilla (рис. 245, с. 371).

Большинство бокоплавов можно считать всеядными животными, это значит, что они способны использовать органическое вещество в разных формах. Пресноводные и многие морские бокоплавы едят растения, как живые, так и отмершие, грунт, трупы и остатки животных, а при случае и мелких живых животных. Они откусывают жвалами куски пищи и измельчают их, причем челюсти задерживают мелкие частицы, не давая им вывалиться из сферы действия ротовых придатков. Некоторые виды могут наряду с этим добывать пищу путем фильтрации. Массовый бокоплав побережий Каспийского и Азовского морей — Niphargoides maeoticus — пассивно профильтровывает взвесь, приносимую волнами. Когда волна начинает отходить от берега, рачки сидят в грунте, высунув из него передний конец тела, при обнажении грунта они зарываются в него целиком.

Фильтрация служит основным способом добывания пищи Leptocheirus, Corophiidae и Ampeliscidae. Эти животные, сидя в домиках, возбуждают сильный ток воды взмахами передних брюшных ножек, пропуская воду через густую сеть щетинок, расположенных на передних грудных ножках. При этом Corophiidae взмучивают поверхностный слой грунта удлиненными задними антеннами. Диатомовые водоросли, бактерии и мелкие растительные остатки усваиваются рачками. Другие виды, как например многие представители семейства Haustoriidae, соскребают с частиц грунта водорослевые и бактериальные обрастания. Chelura terebrans, подобно лимнории и сфероме (с. 370), точит дерево и питается, вероятно, древесными опилками.

Обитатели подземных вод заглатывают грунт, который всегда обнаруживается в их пищеварительном тракте. Однако длительные наблюдения над Niphargus orcinus virei показали, что содержащееся в грунте органическое вещество не может полностью обеспечить всех жизненных отправлений рачка, в частности его роста и размножения, а только поддерживает его существование. Время от времени в подземные водоемы заносятся остатки растений и животных, и только такая более питательная пища дает возможность нифаргусам расти и размножаться. С этим связано строение ротовых придатков нифаргуса, сохраняющих характер жующих. Донный бокоплав наших северных морей Anonyx nugax питается преимущественно в ночные часы. Интенсивность его питания различна и в разные сезоны: она повышается осенью и зимой и падает весной и летом.

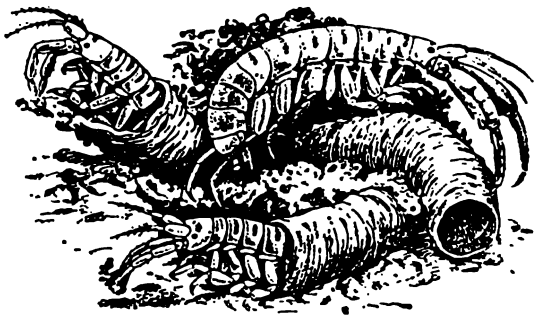
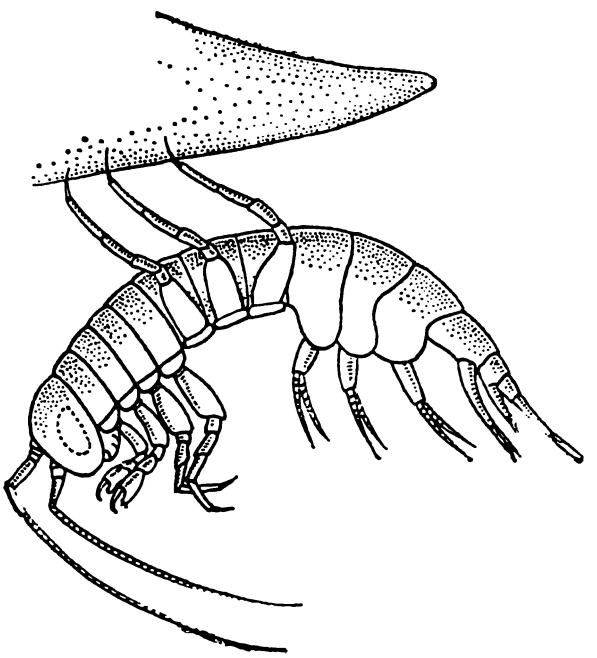


Рис. 255. Трубки Corophium.
Две особи задними антеннами собирают детрит для строительства трубки.

Хищников среди донных бокоплавов сравнительно мало. К ним относятся морские козочки. Молодые рачки едят гидроидных полипов, а подросшие ловят передними хватательными ножками веслоногих рачков, мелких бокоплавов, червей и т. д. Среди планктонных бокоплавов хищничество преобладает. Судя по постоянному присутствию в кишечниках Hyperiidea стрекательных клеток кишечнополостных, гипериды нападают на медуз и питаются ими. Под колоколом ушастой медузы часто живет по нескольку экземпляров

Рис. 256. Hyperia galba, прикрепившаяся к краю колокола медузы Cyanea.



Hyperia galba, которая, вероятно, находит там и стол и дом. Гипериниды прицепляются не только к медузам, но и к гребневикам. Phronima выедает тело сальп и пиросом, а затем забирается в пустую мантию отдельных особей этих животных и в ней плавает. Планктонные гаммариды также, по-видимому, питаются преимущественно кишечнополостными. В их кишечниках, так же как у гиперинд, были обнаружены стрекательные клетки медуз, а строение ротовых придатков и грудных ножек с подклешнями многих планктонных Lysianassidae позволяет предполагать их полупаразитическое существование на медузах и, возможно, на гребневиках.

Настоящими паразитами среди бокоплавов следует считать только китовых вшей (Cyamidae). Огромными массами они сидят на китах, обычно близ полового и анального отверстий, и грызут их кожу, нередко вызывая глубокие язвы, доходящие до жирового слоя. В отличие от других паразитических ракообразных у китовых вшей нет никаких свободноплавающих стадий. Вероятно, они переходят с одной особи хозяина на другую во время спаривания китов, а китята заражаются при рождении или при кормлении молоком.

Все бокоплавы раздельнополы. Половой диморфизм часто бывает хорошо выражен, но поразному у различных семейств и родов. У представителей семейства Gammaridae самцы, как правило, крупнее самок, но у представителей семейства Lysianassidae наблюдаются обратные соотношения размеров. У некоторых бокоплавов Байкала, принадлежащих к семейству Gammaridae, самцы настолько мельче самок, что их называют карликовыми. Они значительно раньше самок достигают половозрелости, после чего их рост прекращается. Так, длина половозрелых самцов планктонного Macrohectopus branickii не превосходит 5,5 мм, в то время как длина половозрелых самок колеблется между 14 и 30 мм. У самцов многих Gammaridae и всех Talitridae подклешни передних грудных ножек сильнее развиты, чем у самок. Нередко самцы обладают более длинными антеннами с более многочисленными чувствительными органами на них. У многих видов подземного рода Niphargus самцы резко отличаются от самок удлиненным конечным члеником наружной ветви задних уропод, а иногда, кроме того, удлиненными ветвями одной или двух пар передних уропод. Половозрелые самки всегда имеют выводковую сумку.

Развитие мужских вторичнополовых признаков у бокоплавов определяется гормоном специальных желез внутренней секреции, так называемых андрогенных желез, лежащих вдоль семяпроводов, но с ними не связанных. Этот гормон выделяется в кровь. Пересадка андрогенных желез молодым самкам Orchestia gammarella приводила к возникновению у них характерных для самцов хватательных ножек и даже к перерождению их яичников в семенники. В некоторых случаях определение пола зависит от внешних условий, в частности от температуры. У солоноватоводного бокоплава Gammarus duebeni при созревании яиц при температуре ниже 5 °С из них выходят самцы, а при температуре выше 6 °С — самки. Благодаря этому все рожденные зимой рачки оказываются самцами, а самки появляются на свет только весной.

Спаривание продолжается обычно несколько дней. Самец располагается на спинной стороне самки, удерживаясь подклешнями за передний край ее первого и за задний край ее пятого свободного грудного сегмента в ожидании ее линьки. После линьки самки самец передвигается под ее брюшную сторону, складывает вместе свои передние брюшные ножки, несколько раз просовывает их между задними пластинками ее выводковой сумки и в то же время выделяет из половых отверстий сперму. При помощи передних брюшных ножек сперма переносится в выводковую сумку, куда через $1^1/_2$—4 ч (у Gammarus) откладываются яйца, которые здесь же оплодотворяются.

Нормальная откладка яиц может происходить только тогда, когда в выводковой сумке есть сперма. В опытах с Gammarus duebeni удавалось закупоривать половые отверстия самцов. После спаривания с такими самцами, происходившего нормально, если не считать того, что они не выделяли сперму, половина самок вообще не отложила яиц, а остальные отложили их не полностью, в малом количестве.

Число откладываемых самками бокоплавов яиц различно у разных видов и, кроме того, в пределах каждого вида определяется величиной самки. Обычно оно колеблется от 4 до 100, изредка, например у Gammarus oceanicus, достигает 177. При этом плодовитость видов, размножающихся несколько раз в течение года, к концу лета и к осени уменьшается. У некоторых бокоплавов в разных частях области их распространения плодовитость оказывается различной: на севере она больше, чем на юге. Весьма плодовиты некоторые каспийские виды (Amathillina spinosa — до 251, Niphargoides robustoides — до 239, Gammaracanthus loricatus caspius — до 336 яиц). Большая плодовитость зарегистрирована у антарктической Chevreuxiella obensis. В выводковой сумке этого вида однажды оказалось 344 эмбриона. Однако еще выше плодовитость крупных (46 мм) самок беломорского Anonyx nugax, вынашивающих до 950 зародышей.

Находящиеся еще в яйцевых оболочках зародыши бокоплавов изогнуты на брюшную сторону, чем они отличаются от зародышей других перакарид, которые изогнуты, наоборот, на спинную

сторону. Другим важным отличием бокоплавов от большинства близких к ним отрядов следует считать присутствие у вышедших из яиц молодых рачков всех грудных конечностей. Таким образом, стадии манка у бокоплавов нет.

Молодые рачки обычно через 20—30 суток покидают выводковую сумку матери. Длительность инкубационного периода зависит от температуры. Так, у берегов Великобритании молодь Gammarus obtusatus остается в сумке матери в течение 12—14 суток, а в Белом море не меньше 21 суток. У пещерного Niphargus orcinus virei, живущего при постоянной температуре около 11 °С, инкубационный период продолжается $2^1/_2$—3 месяца.

Вышедшие из выводковой сумки молодые рачки растут довольно быстро и равномерно, периодически линяя. До достижения половозрелости молодь Gammarus и Niphargus должна слинять 13 раз, но у разных видов и при различной температуре на это требуется неодинаковое время. В прибалтийских озерах G. lacustris достигает половозрелости через 3 месяца после выхода из выводковой сумки, в озерах Западной Сибири и в озере Севан тот же вид становится половозрелым на следующий год после рождения, а Niphargus orcinus virei — только через $2^1/_2$ года.

Период размножения бокоплавов обычно весьма продолжителен и приходится на наиболее теплое время года. Так, в Южном Каспии у большинства видов он начинается в феврале—марте и заканчивается в сентябре—октябре, в Белом море литоральные виды Gammarus (кроме G. setosus) размножаются в июне—августе. Обычный пресноводный G. lacustris начинает размножаться в апреле—мае и заканчивает размножение к концу лета или осенью (в зависимости от температуры).

Бокоплавы рода Anisogammarus с литорали Курильских островов вынашивают яйца и молодь в течение всей зимы, но молодые рачки покидают выводковую сумку только весной или летом, когда температура достигнет определенной величины, различной для разных видов. У двух видов молодь выходит на волю при 2—4 °С, у четырех видов — при 4—8 °С и у одного — при 7—10 °С. Если температура среды обитания остается более или менее постоянной, размножение бокоплавов может продолжаться круглый год. В ручьях и ключах ГДР и ФРГ G. pulex размножается с января по октябрь. Однако для пещерного Niphargus orcinus virei, несмотря на постоянство температуры его обитания, отмечена периодичность в его размножении, которую не удается связать с факторами внешней среды. С другой стороны, литоральные бокоплавы северной Атлантики — G. zaddachi и, вероятно, G. finmarchicus — испытывают значительные колебания температуры, но тем не менее размножаются круглый год. В течение периода размножения каждая самка дает от двух до 5—6 пометов. Поскольку

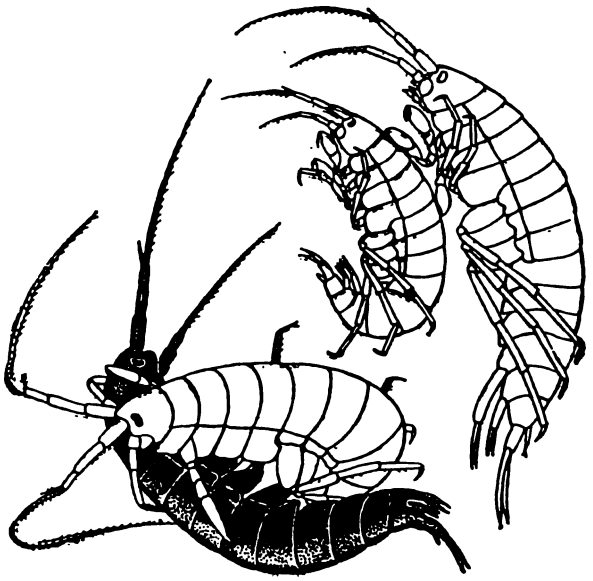


Рис. 257. Спаривание и копуляция Gammarus pulex.

некоторые из молодых рачков в тот же сезон успевают достигнуть половозрелости и в свою очередь дать потомство, численность бокоплавов может очень быстро возрастать. Продолжительность их жизни обычно от 1 до 2 лет, но Niphargus orcinus virei живет в среднем 6 лет, достигая иногда 30 лет.

Огромное большинство бокоплавов населяет морские водоемы, в которых эти рачки повсеместно широко распространены и очень многочисленны. В пределах приливо-отливной зоны, а во многих случаях и на некотором отдалении от покрываемой максимальным отливом полосы обитают полусухопутные «морские блохи» — бокоплавы из семейства Talitridae. Свое название они получили благодаря тому, что на суше они часто прыгают, отталкиваясь брюшком и уроподами от поверхности грунта. Днем морские блохи закапываются в песок, прячутся под камнями или под выбросами водорослей и т. д., а ночью они активно двигаются по пляжам и другим участкам побережья, отыскивая отмершие водоросли, которыми питаются. Они дышат жабрами и могут существовать только в достаточно влажной атмосфере. В условиях эксперимента морские блохи некоторое время выдерживают пребывание под водой, но всегда стремятся выбраться на сушу.

На Командорских островах они зимуют высоко над уровнем моря, под толстым слоем снега, впадая в анабиоз. На Шантарских островах морские блохи с наступлением заморозков переселяются с побережья в леса и иногда забираются на чердаки домов, а весной возвращаются к морю.

Замечательна их способность ориентироваться по солнцу. Итальянские исследователи Папи и Пардди проделали такой опыт: они взяли

круглый кристаллизатор и разделили его радиальными планками на 16 секторов. Этот нехитрый прибор был снабжен магнитной стрелкой. В центр круга помещали по сотне бокоплавов. Через некоторое время подавляющее большинство рачков собиралось в том секторе, который был обращен к морю. Оказалось, что в каждый час суток рачки двигаются под определенным углом к солнцу (а ночью — к луне). В темноте они не способны ориентироваться. При этом рачки, живущие в различных участках берега, приспособлены к ориентации по отношению к солнцу под разными углами в зависимости от направления берега. Эта поразительная способность не зависит от таких внешних условий, как температура. Закономерные изменения угла между источником света и направлением движения животного в течение суток могут считаться одним из лучших примеров существования так называемых «биологических часов», т. е. закономерных суточных изменений особенностей организма, управляемых внутренними факторами.

Обычными обитателями приливо-отливной полосы наших северных и дальневосточных морей можно считать несколько видов Gammarus и Anisogammarus. Во время отлива они прячутся среди водорослей или под камнями, а в прилив оживленно передвигаются в поисках пищи. Некоторые из них хорошо выдерживают значительное или даже полное опреснение. На литорали наших северных морей нередко насчитывается несколько тысяч особей этих рачков на 1 м^2.

Наиболее богата и разнообразна фауна бокоплавов материкового склона. В Баренцевом море здесь обитает около 260 видов, в Японском — 250 видов. Некоторые из видов бокоплавов материкового склона встречаются в огромном числе. В Чукотском море на 1 м^2 дна приходится до 24 тыс. экземпляров Pontoporeia и до 14 тыс. экземпляров Lembos. Трал в этом море приносил такую массу бокоплавов, что, высыпанные на палубу, они образовывали копошащиеся кучи высотой до полуметра.

С глубиной видовое разнообразие и количество бокоплавов уменьшаются, однако даже с огромных океанических глубин, более 6000 м, в настоящее время известно около 300 видов. Большая часть их относится к широко распространенным родам, встречающимся и на меньших глубинах, но среди них есть и очень своеобразные представители. Так, в Курило-Камчатском желобе живет пелагический бокоплав Vitjaziana gurjanovae, выделенный в особое семейство и не поднимающийся на глубины менее 6000 м.

Пресные воды населяет сравнительно небольшое число видов бокоплавов. В северном полушарии чрезвычайно широко распространен озерный бокоплав Gammarus lacustris, обитающий в самых различных озерах и нередко дающий громадную численность. Он может существовать как в пресных, так и в сильно минерализованных водоемах и переносить различные неблагоприятные условия, в том числе зимнее уменьшение содержания кислорода в воде. При наступлении зимнего замора массы рачков скапливаются под нижней поверхностью льда. В Сибири бокоплавов добывают, пробивая во льду проруби и разными способами облавливая нижнюю его поверхность. В текучих водах обитают другие виды того же рода — G. pulex, G. balcanicus и т. д.

Необыкновенно богата и своеобразна фауна бокоплавов озера Байкал, состоящая из 240 видов. Они живут на дне или у дна, от уреза воды до предельных глубин, т. е. до 1620 м, и лишь один вид — Macrohectopus branickii — ведет планктонный образ жизни. Разные виды приурочены к различным глубинам и грунтам. Многие из них снабжены килями, шипами или буграми, придающими им весьма причудливый облик. Считается, что все эти виды произошли в Байкале от немногих исходных предков в сравнительно короткое по геологическим масштабам время. Лишь 52 вида проникают из Байкала в вытекающую из него Ангару, и около 20 из них распространилось дальше по Енисею до Енисейской губы. После создания на Ангаре Иркутского водохранилища численность байкальских бокоплавов в новом водоеме уменьшилась, а некоторые виды исчезли совсем.

В реках, впадающих в Каспийское, Черное и Азовское моря, живут бокоплавы морского происхождения, обитающие также в самом Каспийском море и в опресненных частях Азовско-Черноморского бассейна. Некоторые из них поднимаются высоко вверх по течению, например по Волге до Ярославля, где встречаются Dikerogammarus haemobaphes, Corophium curvispinum и Niphargoides sarsi. Еще выше они заходят по Оке и Каме, удаляясь на 3200 км от моря. Иногда в реках они дают очень большую численность. В нижнем течении Оки насчитывается до 168 тыс. экземпляров Corophium на 1 м^2 дна.

Один из бокоплавов каспийского происхождения — Gammarus ischnus — проник из Понто-Каспийского бассейна в Вислу, принадлежащую к бассейну Балтийского моря, а Corophium curvispinum расселился еще шире благодаря способности прикреплять свои домики к днищам судов.

Замечательно, что бокоплавы каспийского происхождения, вселяясь в реки, вытесняют древнепресноводные виды, почти никогда не встречаясь совместно с ними. Такие же антагонистические отношения отмечены и для некоторых других видов и родов разноногих. В Великобритании Gammarus pulex вытесняет G. duebeni, в Молдавии G. balcanicus и G. kischineffensis также исключают один другого. В Крыму, в Румынии, ГДР и ФРГ виды рода Gammarus никогда не встре-

чаются совместно с подземными бокоплавами из рода Niphargus.

Пока еще непонятно, каким образом осуществляется это вытеснение. В аквариуме некоторые из видов-антагонистов мирно живут совместно. Только в одном случае удалось выяснить механизм вытеснения одного вида, а именно G. duebeni другим — G. salinus. Оказалось, что самцы G. salinus охотно спариваются с самками G. duebeni, в то время как самцы G. duebeni спариваются только с самками своего вида. После спаривания с самцом другого вида самки G. duebeni откладывают неоплодотворенные, неспособные к развитию яйца. Благодаря этому в местах соприкосновения обоих видов численность G. duebeni все время уменьшается.

Бокоплавы обычны не только в водоемах поверхности земли, но и в подземных водах. В пещерах, колодцах и ключах Западной Европы, Кавказа и Западной Украины живет очень богатый видами род Niphargus. В подземных реках и ручьях Закавказья встречается распространенный только там особый род Zenkevitchia. Представители родов Crangonyx и Synurella найдены в отдельных выходах грунтовых вод на огромном протяжении всего северного полушария. Среди остальных многочисленных подземных бокоплавов особый интерес с точки зрения их распространения имеют представители подотряда Ingolfiellidea. В настоящее время известно 23 вида этого подотряда. Они обитают в подземных пресных водах Средиземноморья, Экваториальной Африки и Карибского бассейна, в морском песке Ла-Манша, на мелководье Индийского океана и побережья Юго-Восточной Азии, а также в Девисовом проливе на глубине 3521 м и у побережья Перу. Такое разбросанное распространение этих примитивных рачков, способных существовать в столь разнообразных условиях, остается пока не разрешенной загадкой.

Практическое значение бокоплавов, как уже указывалось, очень велико и определяется использованием их в пищу многими рыбами, в том числе и промысловыми. Так, в Каспийском и Азовском морях они составляют значительную часть пищи леща, молоди осетровых, на Дальнем Востоке — многих камбал, в устьях северных рек — муксуна, омуля, ряпушки, в пресных озерах — различных сигов, форелей и т. д. Для улучшения условий откорма ценных рыб бокоплавов перевезли во многие вновь созданные водохранилища и в озера, где их раньше не было. Бокоплавами G. pulex подкармливают форелей. Для этого рачков запасают впрок в особых бассейнах. Там их кормят листьями орешника и ольхи, отрубями, отходами с боен. Удается содержать большое количество рачков — до 90 000 особей на 1 м² дна. Такое содержание — первый шаг к искусственному разведению бокоплавов.

НАДОТРЯД ЭВКАРИДЫ (EUCARIDA)

У представителей надотряда эвкарид всегда имеется карапакс, он покрывает все головные и грудные сегменты и срастается со спинной стороной последних. Глаза стебельчатые, жвалы симметричные, без подвижной пластинки. На основании грудных ног имеются жабры. Самки вынашивают яйца прикрепленными к брюшным ножкам или реже откладывают их прямо в воду. Из яиц обычно выходят личинки, непохожие на взрослых, у немногих видов развитие прямое. Надотряд объединяет два отряда — эвфаузиевых и десятиногих ракообразных.

ОТРЯД ЭВФАУЗИЕВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (EUPHAUSIACEA)

Китобойные флотилии по мере необходимости промышляют китов в Антарктике. Хорошо известно, что наибольшие скопления усатых китов сосредоточены в антарктических морях. Киты находят там огромные запасы своей основной пищи — «криля», т. е. эвфаузиевых рачков Euphausia superba. Эти запасы настолько велики, что в настоящее время рачков используют для изготовления из них пищевых продуктов для людей, кормовой муки, жира, витаминов и т. д.

Эвфаузиевые рачки живут не только в Антарктике. Они широко распространены во всем Мировом океане, избегая лишь его опресненных районов. Повсюду, в частности в наших северных и дальневосточных морях, они служат важным объектом питания рыб и китообразных. Всего известно 85 видов эвфаузиид.

Все эвфаузиевые — планктонные животные. Тело их прозрачное, у некоторых глубоководных видов красное. Его длина колеблется от 7 до 96 мм. По внешнему виду эвфаузииды напоминают небольших креветок, однако отличаются от них многими признаками. Боковые края карапакса эвфаузиид короткие и оставляют непокрытыми кустистые жабры, прикрепленные к основаниям грудных ног. Ни одна из 8 пар грудных ног не превращена в ногочелюсти. Задние грудные ножки укорочены. На заднем крае тельсона, по бокам от его заостренного конца, располагается пара пластинок, отсутствующая у десятиногих ракообразных. Чрезвычайно характерны для эвфаузиид органы свечения — фотофоры. Обычно их бывает 10: одна пара на глазных стебельках, по одному на основных члениках второй и седьмой пар грудных ножек и по одному на нижней поверхности каждого из 4 передних брюшных сегментов. Они испускают желтый или желто-зеленый свет, причем светятся как при раздражении, так и сами по

себе, однако не беспрерывно, то вспыхивая, то снова затухая. Каждая вспышка продолжается 3—6 с, после чего фотофоры медленно гаснут. Иногда вспыхивают только наиболее яркие фотофоры глазных стебельков, иногда все вместе. Когда фотофоры не действуют, рачки в темноте становятся невидимыми благодаря прозрачности своего тела. Фотофоры помогают рачкам собираться в стаи, а самцам находить самок. Только у одного вида — глубоководной Bentheuphausia amblyops — фотофоры отсутствуют, но у нее, в отличие от других эвфаузиид, редуцированы и глаза. У остальных эвфаузиид, наоборот, глаза хорошо развиты. Они стебельчатые и очень крупные: нередко их длина равняется $^1/_6$ — $^1/_8$ длины тела рачка. У многих хищных видов каждый глаз подразделен на две части: одна, наиболее крупная, направлена вперед, а другая — вверх. Такое строение глаз, по всей вероятности, увеличивает кругозор рачка и помогает ему охотиться на движущихся животных. Особенно эффективными оказываются двураздельные глаза при слабом освещении. Способность видеть при слабом освещении достигается еще высокой концентрацией в теле эвфаузиид витамина А, который на 90—95% сосредоточен в их глазах, а также астаксантина. Эти вещества участвуют в образовании светочувствительных соединений, в частности определяющих возможность сумеречного зрения. По содержанию в теле витамина А и астаксантина эвфаузииды превосходят остальных ракообразных.

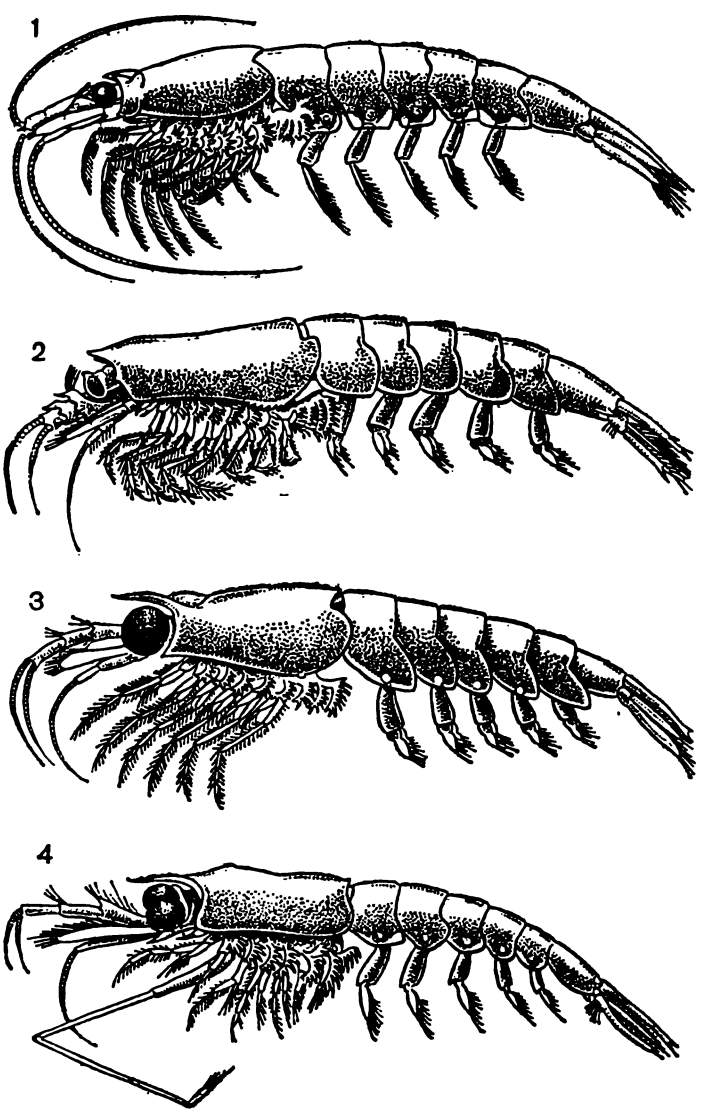
У видов с двойными глазами есть еще одно приспособление, свидетельствующее об их хищных повадках: грудные ноги второй или третьей пары, а иногда и те и другие у них очень сильно удлинены и нередко на одной из этих пар развиты клешни. Это так называемые ловчие или разбойничьи ноги, которыми рачки хватают свои жертвы (рис. 258, *4*).

Эвфаузииды — прекрасные пловцы. На пяти передних брюшных сегментах у них расположено по паре сильных двуветвистых плавательных ножек — плеопод. Эти ножки уплощены по направлению спереди назад, а их ветви снабжены по краям перистыми щетинками. На основаниях ножек имеются направленные внутрь крючковидные шипы, при помощи которых левая и правая ножки каждой пары могут сцепляться и действовать как единое целое. Своими плавательными ножками эвфаузииды гребут. При этом Meganyctiphanes norvegica передвигается со средней скоростью 271 м в 1 ч. Но, кроме того, резко сгибая и распрямляя брюшко и отталкиваясь тельсоном и пластинчатыми уроподами от воды, они совершают молниеносные прыжки. Судя по наблюдениям в аквариуме, разные виды в толще воды ведут себя различно. Растительноядная Euphausia беспрерывно двигается во всех направлениях, а хищные Stylocheiron и Nematoscelis в течение длительного времени неподвижно парят в воде, держа тело в вертикальном положении и расправив длинные ловчие ноги в ожидании добычи.

Подвижность эвфаузиид позволяет многим из них совершать регулярные вертикальные миграции. Мелководные виды ночью поднимаются к поверхности и там питаются, а днем опускаются в более глубокие слои. Однако, по-видимому, не все особи каждые сутки проделывают такое путешествие; значительная часть остается на обычной глубине их обитания, так как отдельные особи поднимаются к поверхности через сутки или даже через двое суток, а самые крупные мигрируют только для размножения. В Баренцевом море суточные миграции наблюдаются лишь весной и осенью.

Кроме того, в некоторых морях происходят сезонные миграции эвфаузиид. Так, в Баренцевом

Рис. 258. Эвфаузиевые:
1 — Meganyctiphanes norvegica; *2* — Bentheuphausia amblyops; *3* — Thysanoessa raschii; *4* — Nematoscelis atlantica.



море рачки зимой опускаются и образуют на мелководьях и банках мощные придонные скопления. Весной половозрелые рачки для размножения поднимаются в поверхностные слои воды. Это происходит начиная с середины апреля и совпадает с весенним развитием водорослей, которые служат пищей личинкам эвфаузиид. Подъем начинается под воздействием усиливающегося освещения.

Поднимающиеся для размножения эвфаузииды образуют стаи, хорошо видимые с борта корабля. Э. А. Зеликман следующим образом описывает «роение» Thysanoessa raschii в Баренцевом море: «Рачки концентрировались на площади, приблизительно равной 9 кв. милям. Эвфаузииды плавали на этом участке как рассеянно, поодиночке, так и стайками. Стайки были двух типов — шаровидные, от 0,5 до 2 м диаметром, и лентовидные, длиною около 5 м и шириной около 1 м. Основная масса рачков придерживалась верхнего двухметрового слоя. С борта судна стайки яркорозовых рачков в воде выглядели красновато-рыжими пятнами. Кое-где под стайками эвфаузиид шла мойва, которая питалась рачками и преследовала их; рачки уходили от рыб в поверхностный слой, и многие выпрыгивали из воды. Эвфаузиид пожирали и многочисленные чайки, главным образом моевки. За два часа наблюдений с корабля каждая из стаек рачков сохранялась как целое».

Массовый подъем антарктической Euphausia superba также связан с размножением. Огромные скопления половозрелых рачков приурочены к зоне так называемой антарктической дивергенции, где происходит поднятие к поверхности глубинных вод, богатых солями фосфора и азота. Эти соли дают возможность развиться огромному количеству водорослей, используемых в пищу рачками. Самки E. superba выметывают яйца на прибрежных медководьях. Затем яйца погружаются на глубины 1800—3000 м, где из них выходят личинки. По мере развития личинки постепенно поднимаются в поверхностные слои. Все эти вертикальные перемещения приводят к тому, что разные личиночные стадии переносятся то поверхностными, то глубинными течениями в различных направлениях, однако в результате все рачки остаются в пределах обычной и наиболее благоприятной для них области распространения, окружающей довольно узким кольцом берега Антарктиды.

Поднимающиеся к поверхности воды самки всех эвфаузиид уже оплодотворены. Процесс оплодотворения у них происходит еще во время пребывания у дна. Непосредственно наблюдать его не удавалось, но несомненно, что при этом важную роль играет сложно устроенный придаток на передних брюшных ножках самца, так называемая петазма. У самок на брюшной поверхности шестого грудного сегмента имеется карманообразный орган — телик у м, в который открываются половые отверстия. При помощи петазмы самец прикрепляет два образующихся в его половых путях сперматофора к теликуму самки. Иногда наблюдались самки не с двумя, а с четырьмя и даже с шестью сперматофорами, оплодотворенные, очевидно, дважды и трижды.

Одни эвфаузииды (Euphausia, Thysanoessa, Meganyctiphanes и др.) выметывают оплодотворенные яйца прямо в воду, а другие носят их на себе в виде яйцевых мешков, прикрепленных к задним грудным ногам. У Nyctiphanes образуется два удлиненных грушевидных мешка с 60 яйцами в каждом, у Nematoscelis и Stylocheiron — один мешок, содержащий у первого рода 36—60, а у второго — всего 18 яиц.

Плодовитость эвфаузиид, откладывающих яйца прямо в воду, значительно больше. Каждая самка антарктической Euphausia superba длиною 33—45 мм выметывает в зависимости от размера от 200 до 3600, а по некоторым данным до 11 000 яиц, Thysanoessa inermis, T. raschii, T. longicaudata и Euphausia pacifica в наших северных и дальневосточных морях — от 1000 до 2000 яиц.

Из яиц эвфаузиид выходит типичный науплиус. Он линяет, оставаясь на той же стадии, а затем, после второй линьки, переходит в стадию метанауплиуса. Через 2—3 суток (у Thysanoessa из Баренцева моря) метанауплиус превращается в присущую только эвфаузиидам стадию — калиптопис, у которой брюшко удлинено и четко отграничено от грудного отдела, а глаза находятся под карапаксом. Калиптопис имеет сквозной кишечник и начинает питаться водорослями. Калиптопис трижды линяет; после третьей линьки возникает последняя стадия — фурцилия, характеризующаяся постепенным развитием всех грудных и брюшных ножек и освобождением из-под карапакса стебельчатых глаз. Фурцилия линяет несколько раз и постепенно переходит во вполне сформированного рачка. Число ее линек у разных видов, по-видимому, различно. Фурцилии старших возрастов, задние антенны которых уже не служат для плавания, иногда выделяются в особую стадию — циртопию. У некоторых эвфаузиид, в особенности у носящих яйца на себе и населяющих прибрежные воды, число личиночных стадий уменьшается и метаморфоз оказывается сокращенным.

Яйца, науплиусы и метанауплиусы мелководных эвфаузиид наших северных и дальневосточных морей находятся в поверхностных слоях воды. Калиптопис и фурцилии опускаются несколько глубже, а взрослые особи начинают совершать вертикальные миграции.

Через год после рождения эвфаузииды наших морей, а также некоторые другие, в частности Euphausia superba, достигают половозрелости и приступают к размножению.

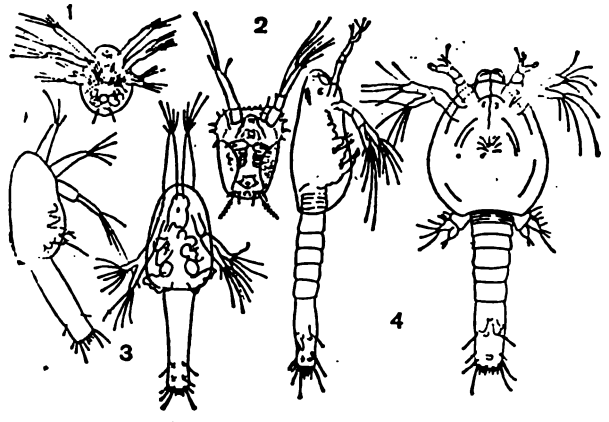


Рис. 259. Личинки Thysanoessa raschii:
1 — науплиус; *2* — метанауплиус; *3* — первый калиптопис; *4* — второй калиптопис.

На следующий год эвфаузииды размножаются вторично, после чего погибают, в значительной своей части становясь добычей рыб. Небольшая часть рачков достигает трехлетнего возраста и размножается еще раз. Крупные глубоководные виды, несомненно, долговечнее, но их жизненный цикл еще не изучен.

Пища эвфаузиид разнообразна. Некоторые виды питаются главным образом планктонными водорослями, отфильтровывая их из воды. E. superba поедает преимущественно диатомовые водоросли, диаметр которых не превосходит 0,04 мм. Грудные ножки рачка с внутренней стороны снабжены длинными, густыми перистыми щетинками, образующими фильтрующий аппарат. Если в эту ловчую сеть попадают более крупные частицы, рачок удаляет их щетинками последних члеников грудных ног. Большинство других эвфаузиид питается сходным образом, но наряду с водорослями потребляет и планктонных животных — веслоногих и ракушковых ракообразных, глобигерин, тинтинноидей и т. д. Молодые Meganyctiphanes norvegica длиной до 19 мм едят детрит и диатомовые водоросли, рачки длиной 21—29 мм — преимущественно детрит, а крупные особи, длиной 31—39 мм,— планктонных ракообразных. Глубоководные виды рода Thysanopoda — хищники, нападающие исключительно на животных, в том числе и на довольно крупных (щетинкочелюстные, медузы). Среди мелководных видов хищниками могут считаться виды Nematoscelis, Tessarobrachion, Thysanoessa longipes и др. Своими ловчими ногами они хватают жертву. Эти ноги обычно вооружены крупными шипами, которые прокалывают пойманное животное. Глубоководная Bentheuphausia amblyops, помимо животных, в большом количестве потребляет водоросли, для чего время от времени поднимается в поверхностные слои воды.

Эвфаузииды служат основной пищей многим морским млекопитающим и рыбам. Усатые киты питаются главным образом этими рачками. Как уже указывалось, скопления китов в Антарктике связаны с зонами массового развития Euphausia superba. Этот вид распространен на глубинах до 40—50 м вокруг берегов Антарктиды; зимой и весной он держится среди льдов, летом и осенью —в открытой воде, образуя стаи самых разных размеров — площадью от нескольких до 2000 м^2. Каждая стая состоит из одноразмерных рачков. E. superba составляет основную, а часто и единственную пищу финвала, синего кита, горбача и сейвала. В течение года они выедают 38 млн. т рачков. Однако количество E. superba остается значительным. На одну квадратную морскую милю приходится около 14 млн. рачков, что достаточно для наполнения желудков более чем 50 китов.

В северной части Тихого океана желудки китов также бывают обычно набиты эвфаузиидами. Масса содержимого желудка финвала, наполненного одними эвфаузиидами, достигает 360 кг. Для Северной Атлантики доказана зависимость присутствия китов от распространения скоплений эвфаузиид. Столь же охотно поедают этих рачков некоторые ластоногие, например акиба, миграции которой связаны с районами концентрации эвфаузиид, а также многие птицы — пингвины, чайки и др.

В огромном количестве поедают эвфаузиид в Баренцевом море сельдь (до 60% по массе от всей пищи), морской окунь (50%), треска, молодь многих других рыб; в дальневосточных морях — скумбрия, сардина, сельдь, лососевые, минтай, молодь трески и т. д. Места обитания многих из этих рыб в период их откорма приурочены к районам концентрации эвфаузиид. Интенсивное выедание рыбами рачков может уменьшить их численность в море. После резкого сокращения в 1957 и 1958 гг. запасов одного из основных потребителей эвфаузиид — трески — численность этих рачков в южной части Баренцева моря увеличилась в 4 раза.

ОТРЯД ДЕСЯТИНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (DECAPODA)

Из всех ракообразных десятиногие издавна пользуются наиболее широкой известностью. Популярный представитель этого отряда — речной рак — неизменный герой бесчисленных сказок и басен. Он фигурирует в числе знаков Зодиака, а с крабами связаны многие мифы инков, ацтеков и древних египтян. К десятиногим принадлежат крупнейшие из ракообразных; длина омаров иногда превосходит 80 см, расстояние между когтями вытянутых в стороны средних ног японского краба Macrocheira составляет 3 м.

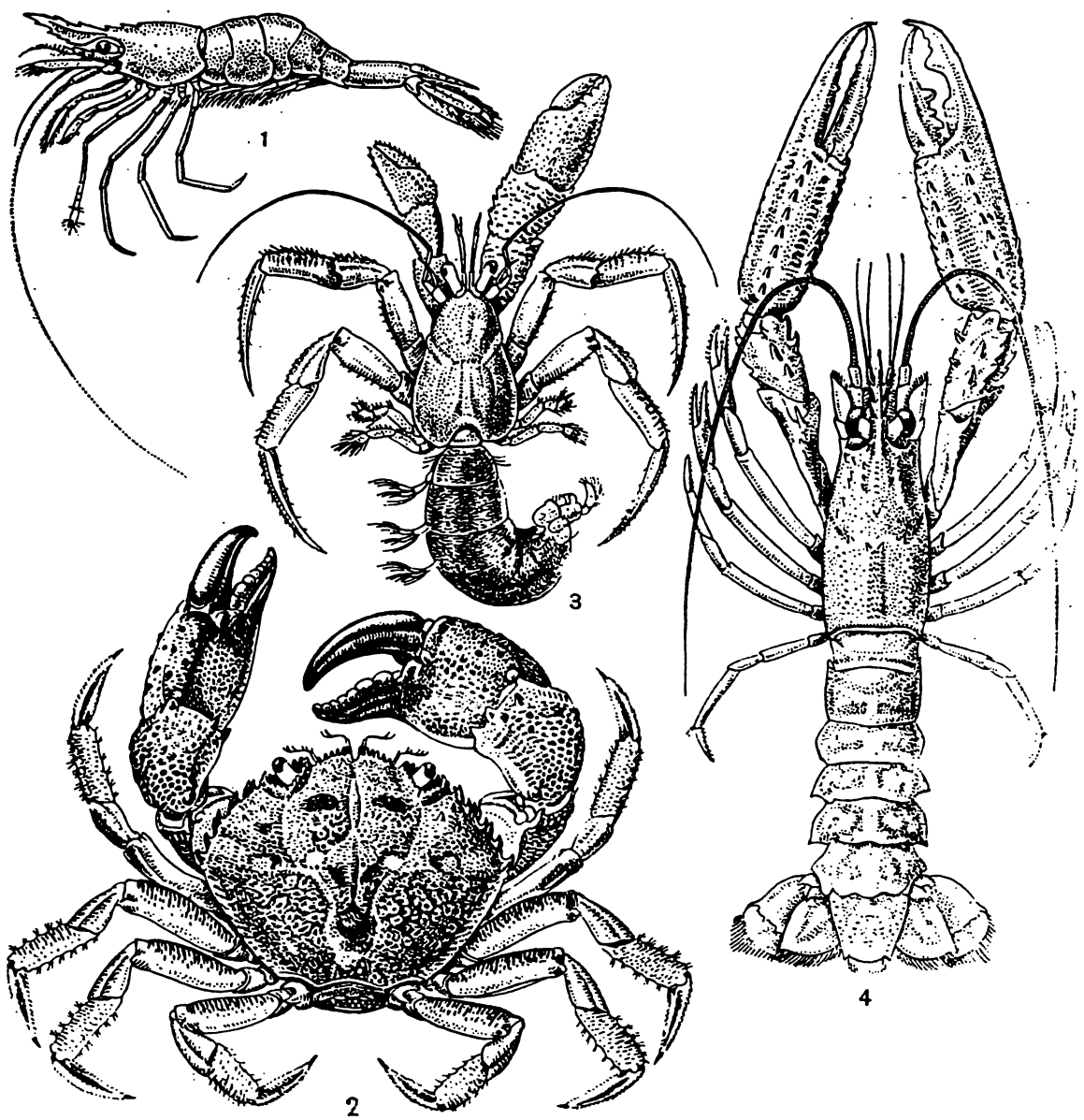
Благодаря крупным размерам и отличным вкусовым качествам некоторые десятиногие ракообразные служат важным объектом промысла. В 1983 г. во всем мире было выловлено около 3,2 млн. т ракообразных — креветок, крабов, омаров, лангустов и т. д., т. е. приблизительно в 3,5 раза больше, чем всех лососевых.

Десятиногие ракообразные распространены чрезвычайно широко. Они населяют все океаны и моря, от уреза воды до глубины около 5 км. Особенно богата видами десятиногих тропическая мелководная фауна. В пресных водах обитают общеизвестные речные раки, а в тропических и субтропических странах — крабы и креветки. Наконец, в тропиках обычны сухопутные десятиногие крабы и сильно видоизмененные раки-отшельники.

По образу жизни и по внешнему виду десятиногие весьма разнообразны. К этому отряду принадлежат плавающие креветки, с длинным мускулистым брюшком, ползающие по дну крабы, брюшко которых подвернуто под грудь, раки-отшельники, прячущие свое спирально извитое брюшко в пустые раковины брюхоногих моллюсков, также ползающие по дну речные раки, омары и лангусты, обладающие подобно креветкам длинным симметричным брюшком, и некоторые другие. Общее число видов десятиногих достигает 8500; их приблизительно столько же, сколько видов птиц.

Что же заставляет объединять столь различных животных в один отряд? Всем им свойственны некоторые общие признаки, свидетельствующие об их тесном родстве и едином происхождении.

Рис. 260. Разные десятиногие ракообразные:
1 — креветка Pandalus borealis; *2* — краб Eriphia verrucosa; *3* — рак-отшельник Pagurus bernhardus; *4* — норвежский омар Nephrops norvegicus.



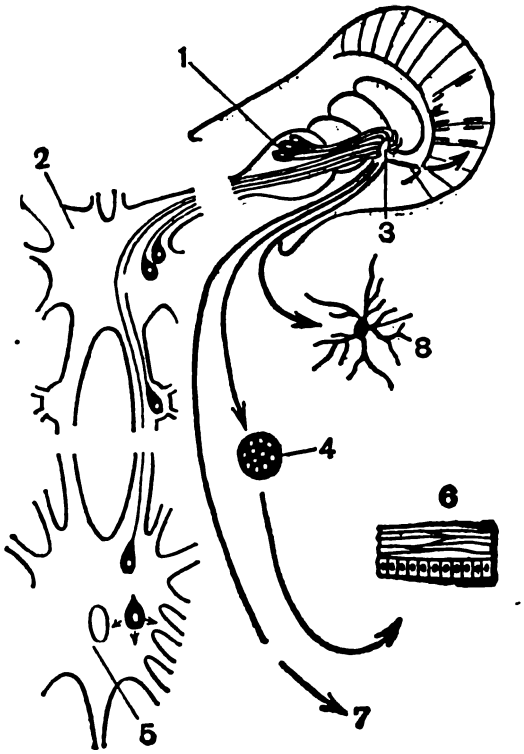


Рис. 261. Схема расположения (*1—5*) и направления воздействий (*6—8*) органов внутренней секреции краба:
1 — орган *X*; *2* — мозг; *3* — синусная железа; *4* — орган *Y*; *5* — подглоточный ганглий; *6* — линька; *7* — содержание сахара в крови; *8* — хроматофоры.

У всех десятиногих ракообразных три передних грудных сегмента срастаются с головой, а их конечности превращены в ногочелюсти. Пять пар задних грудных ног, принадлежащих к свободным грудным сегментам, служат для передвижения, почему весь отряд и получил название десятиногих. Часто на некоторых из этих ног есть клешни или иногда подклешни. Жабры целиком покрыты боковыми краями карапакса и снаружи не видны. Самки вынашивают яйца, прикрепляя их к брюшным конечностям, и только самые примитивные креветки просто откладывают яйца в воду. Из яиц выходят планктонные личинки, совсем непохожие на взрослых, у многих пресноводных и глубоководных видов развитие прямое.

Голова и грудь десятиногих покрыты карапаксом, плоским и коротким у крабов и цилиндрическим, удлиненным у остальных представителей отряда. Передний конец карапакса часто вытянут в шиповидный, острый на конце рострум. Поверхность карапакса иногда снабжена килями, буграми или шипами, имеющими защитное значение. По бокам от основания рострума прикрепляются стебельчатые глаза. Они могут поворачиваться в разные стороны и обеспечивают широкий кругозор.

Каждый глаз состоит обычно из большого (у креветки Palaemon serratus — 3020) количества фасеток, число которых увеличивается с возрастом. Фасетки отделены друг от друга пигментными клетками, и каждая фасетка воспринимает лишь лучи, падающие перпендикулярно на ее роговицу. Она видит только небольшую часть объекта, на который смотрит рак, а другие фасетки видят иные части этого объекта. Таким образом осуществляется «мозаичное зрение». Ночью пигмент расходится к концу и к основанию глаза, и косые лучи могут достигать сетчатки — рак видит объект целиком, но довольно туманно. В воде десятиногие видят только близко расположенные предметы. Рак Galathea на расстоянии $1^1/_2$ м не замечает даже крупные движущиеся объекты, но на расстоянии 40 см хорошо различает белые квадраты площадью 2 $см^2$. Поэтому водные десятиногие в поисках пищи, самок, убежища пользуются не столько зрением, сколько обонянием, осязанием и химическим чувством. Зато в жизни сухопутных видов, обладающих особенно длинными глазными стебельками, зрение играет очень важную роль.

В глазном стебельке находится несколько органов внутренней секреции. Их выделяющиеся в кровь гормоны регулируют расположение пигмента в пигментных клетках, процесс линьки, обмен веществ, содержание в крови сахара и кальция и взаимодействуют с другими органами внутренней секреции (рис. 261).

Передние и задние антенны у крабов очень короткие, а у остальных десятиногих длинные, нередко, особенно у глубоководных креветок, превосходящие по длине тело. У многих «длиннохвостых», т. е. обладающих длинным брюшком, десятиногих на каждой из передних антенн находится по два или даже по три жгута. Эти жгуты богаты чувствительными щетинками и цилиндрами, выполняющими функции органов обоняния, осязания и химического чувства. В основном членике каждой из передних антенн расположен орган равновесия — статоцист.

У большинства десятиногих полость статоциста соединяется с наружной средой узкой щелью. На стенках полости находятся чувствительные щетинки двух типов — крючковидные и нитевидные. На крючковидные щетинки опираются один или несколько статолитов. Большинство десятиногих использует в качестве статолитов песчинки, которые после линьки рак запихивает в полость статоциста, у некоторых статоцист образуется за счет затвердевания выделяемого специальными железами вещества; у многих крабов статолитов нет. Ощущая давление статолита на те или иные чувствительные щетинки, животное ориентируется по отношению к силе земного притяжения.

Для выяснения механизма действия статоцистов был проделан такой остроумный опыт. Креветок Palaemon содержали в аквариуме с грунтом из железных опилок. После линьки рачки вынуждены были вложить в свои статоцисты вместо песчи-

нок частицы металла. При приближении сверху к аквариуму магнита креветки дружно поворачивались брюшной стороной вверх, поскольку этого требовали их притягиваемые магнитом железные статолиты. Поднося магнит к стенке аквариума, можно было легко заставить животных повернуться боком и т. д. Действия нитевидных щетинок не связаны со статолитами. Они регулируют повороты тела десятиногих по отношению к вертикальной оси.

Жвалы десятиногих всегда мощные и служат для перетирания и разрывания пищи. Передние челюсти маленькие, а на задних имеется крупная наружная лопасть — скафогнатит, благодаря движениям которой осуществляется смена воды в жаберной полости. Она совершает от 120 до 200 взмахов в 1 мин, причем в жаберной полости в течение 10 мин сменяется от 2 до 25 объемов воды, что зависит от температуры воды, содержания в ней кислорода и вида рака.

Из 8 пар грудных конечностей 3 передние превращены в ногочелюсти. Они принимают участие в захватывании пищевых частиц и в передаче их к ротовому отверстию. Остальные 5 пар грудных ног служат главным образом для ползания и, кроме того, передние из них — для хватания пищи. На таких хватательных ногах развиваются клешни. У крабов, раков-отшельников и других близких к последним форм клешни есть только на передней паре ходильных ног, у большинства креветок — на двух передних парах, а у речных раков, омаров и креветок из семейств Penaeidae (табл. 54, *7*) и Sergestidae — на трех передних парах, причем клешни первой пары значительно крупнее остальных. У креветок из семейства Crangonidae на передних ходильных ногах настоящие клешни заменены подклешнями (табл. 54 *4*). У лангустов, раков-медведей и некоторых других клешней нет совсем.

Нередко левая и правая клешни первой пары имеют разное строение: одна из них крупнее или они различны по форме. Например, у омаров одна (то левая, то правая) более массивная клешня приспособлена для раздавливания панцирей морских ежей, раковин моллюсков, домиков морских желудей и носит название дробящей, а другая, более тонкая, режущая клешня помогает делить на куски тело рыб, креветок и т. д. Пресноводные родственники омаров — речные раки унаследовали от своих предков асимметрию клешней. Особенно резко выражена асимметрия клешней у самцов тропических полусухопутных так называемых манящих крабов, обладающих маленькой левой и колоссальной правой клешней, сгибая которую они производят своеобразные манящие движения (рис. 282). У раков-щелкунов (сем. Alpheidae) одна из двух передних клешней также значительно крупнее другой и устроена таким образом, что подвижный палец может с силой прижиматься к неподвижному, причем раздается резкий звук (рис. 276).

Задние грудные ноги в некоторых случаях также имеют какие-нибудь специальные приспособления. У крабов-плавунцов (сем. Portunidae) их последние членики уплощены, ими крабы отталкиваются от воды, когда плавают (табл. 56, *1*). У раков-отшельников задняя пара грудных ног укорочена и служит для удерживания раковин брюхоногих, в которых они живут. Родственные им Lithodidae в процессе эволюции утеряли способность жить в раковине, но сохранили укороченные задние грудные ноги. Эти конечности у Lithodidae подвернуты под край карапакса и используются для очистки жабр.

С грудными конечностями связаны жабры. Они прикрепляются или к основному членику ногочелюстей и ходильных ног, или к сочленению между этим члеником и телом, или, наконец, к стенке тела над местом прикрепления той или иной грудной конечности. Часто на каждом грудном сегменте расположены жабры всех трех или двух типов. Жабры прикрыты боковым краем карапакса, ограничивающим снаружи жаберную полость.

У плавающих креветок вода свободно проникает в жаберные полости и, направляемая движениями скафогнатита задней челюсти, омывает жабры. У ползающих десятиногих нижние края карапакса плотнее прижимаются к стенке тела, основные членики ног развиты сильнее и благодаря этому жаберные полости почти полностью изолированы от внешней среды, что препятствует загрязнению жабр грунтом. Для проникновения воды в жаберные полости имеются специальные отверстия, расположенные у крабов по одному перед основанием клешней, а у раков-отшельников, речных раков, омаров и других между основаниями ходильных ног. Из жаберной полости вода выходит из-под нижнего края карапакса в его передней части.

Зарывающийся в грунт краб Corystes складывает свои задние антенны так, что они образуют трубку, которую краб выставляет над поверхностью грунта. По этой трубке вода достигает жаберных полостей краба. Близкая к ракам-отшельникам Albunea имеет сходное приспособление, но ее дыхательная трубка образуется не задними, а передними антеннами. Краб Calappa, зарываясь, разгребает клешнями грунт так, что перед выходами в жаберные полости остается свободное пространство, заполненное водой. Многие закапывающиеся крабы имеют на всем крае головогрудного щита от глаз до основания клешней ряд щетинок, действующих как фильтр, мешающий песчинкам попасть в жаберную полость при дыхании.

У многих сухопутных десятиногих дыхательная система сильно изменяется. На внутренней поверхности стенок жаберных полостей у су-

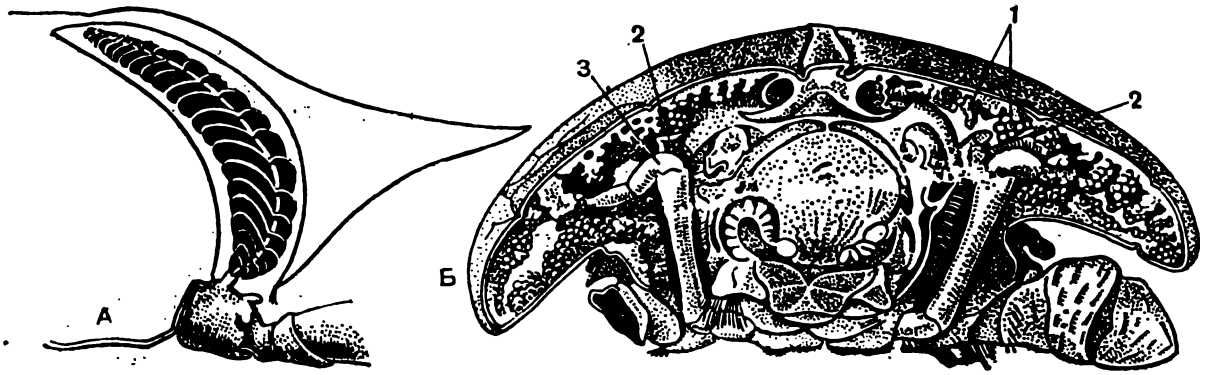


Рис. 262. Органы дыхания десятиногих:

А — схематичный поперечный разрез через правую половину грудного отдела краба, видна жаберная полость и жабра в ней; *Б* — поперечный разрез через грудной отдел пальмового вора на уровне четвертой ходильной ноги; *1* — дыхательные выросты стенок жаберной полости (легкие); *2* — остаточные жабры; *3* — задние грудные ноги, служащие для очистки жаберной полости.

хопутных потомков раков-отшельников — *пальмового вора* (Birgus latro) и Coenobita — развиваются гроздевидные складки кожи, в которых разветвляются многочисленные кровеносные сосуды. Это — настоящие легкие, позволяющие использовать кислород заполняющего жаберные полости воздуха. Легкие вентилируются благодаря движениям скафогнатита, а также вследствие способности животных время от времени приподнимать и опускать карапакс, для чего служат специальные мышцы. Замечательно, что при этом сохраняются и жабры, правда, относительно малых размеров (рис. 262, *Б*). Удаление жабр нисколько не вредило дыханию Birgus и Coenobita; с другой стороны, оба рака полностью потеряли способность дышать в воде. Погруженный в воду пальмовый вор погибал через 4 ч. Остаточные жабры, по-видимому, не функционируют.

За грудным отделом тела следует брюшной, строение которого различно у разных десятиногих и тесно связано с их образом жизни. У плавающих десятиногих — креветок — брюшко сильно развито, длиннее головы и груди, часто сжато с боков и снабжено относительно крупными плавательными ножками — плеоподами. По паре плеопод прикреплено к каждому из пяти передних брюшных сегментов, а конечности последнего брюшного сегмента — уроподы — широкие, пластинчатые и образуют вместе с тельсоном хвостовой веер. Ползающие по дну длиннохвостые ракообразные (омары, речные раки, лангусты и др.) также имеют длинное брюшко, но оно более или менее сжато в спинно-брюшном направлении, а плеоподы относительно короткие и слабые и для плавания не служат. У большинства раков-отшельников покровы брюшка мягкие, кожистые и оно спирально завернуто, так как помещается внутри пустой раковины брюхоногих моллюсков и следует за ее оборотами. Асимметрия брюшка раков-отшельников проявляется и в строении его конечностей: плеоподы развиваются только на стороне брюшка, прилегающей к наружной стенке раковины, а уропода с этой стороны гораздо крупнее, чем с противоположной. У некоторых родственных ракам-отшельникам десятиногих, например у представителей семейства Lithodidae, к которому, между прочим, принадлежит камчатский краб, а также у сухопутных пальмового вора и Coenobita брюшко укорочено и подвернуто под грудь, но и у них в расположении хитиновых щитков, покрывающих брюшко, и плеопод заметны признаки асимметрии, свидетельствующие об их происхождении от форм со спирально закрученным брюшком. Наконец, у настоящих крабов брюшко сильно уменьшено в размерах и всегда подвернуто под грудь, число составляющих его сегментов, особенно у самцов, сокращено, плеоподы недоразвиты, а уроподы отсутствуют.

Первичная функция плеопод плавательная, как это свойственно креветкам. Однако даже у креветок плеоподы, кроме того, участвуют в процессе размножения. У самцов креветок первая или вторая пара плеопод частично преобразована в совокупительный орган, а самки, за исключением представителей семейств Penaeidae и Sergestidae, прикрепляют к плеоподам яйца. У ползающих десятиногих половая функция плеопод стала основной, самки используют их только для вынашивания яиц, самцам передние плеоподы служат копулятивным органом. У самцов крабов сохраняются только первая или две первые пары плеопод, превращенные в копулятивный аппарат.

Десятиногие — весьма подвижные животные. По способу передвижения их можно разделить на плавающих и ползающих, причем к первым принадлежат почти все креветки, а ко вторым остальные. Резкой границы между этими группами нет. Большинство креветок может не только плавать, но и ползать по дну или растениям, а среди таких типичных ползающих десятиногих, как крабы, известно обширное семейство крабов-плавунцов (Portunidae), представители которого приспособились к плаванию.

Креветки плавают при помощи плеопод, отталкиваясь ими от воды, причем прижимают антенны и грудные ноги к телу и выпрямляют брюшко. Планктонные виды держатся в воде вертикально, работая не только плеоподами, но и наружными ветвями грудных ног. При этом они вытягивают в стороны свои длинные антенны и внутренние ветви грудных ног и таким образом препятствуют погружению. При приближении врага креветки резкими скачками уплывают задом наперед, порывисто сгибая брюшко и отталкиваясь тельсоном и уроподами от воды.

Ползание по дну осуществляется при помощи четырех пар задних грудных ног. Десятиногие сгибают и разгибают их последовательно, причем никогда левая и правая ноги одной пары не действуют одновременно. Омары, лангусты, раки-отшельники ползают передним концом вперед, но скорость их передвижения невелика. Гораздо быстрее бегают десятиногие с укороченным грудным отделом и подогнутым под него брюшком, т. е. крабы и крабовидные родичи раков-отшельников — камчатский краб (табл. 57), пальмовый вор (табл. 63), Coenobita и др. Все они передвигаются боком, достигая иногда очень большой скорости. Обычный «травяной краб» Carcinus maenas бегает со скоростью 1 м/с, а сухопутный краб-привидение Ocypode мчится на своих вытянутых ногах так быстро, что умудряется ловить даже мелких птиц. Крабы-плавунцы также плавают боком. При этом вторая — четвертая пары грудных ног делают 630—780 взмахов в 1 мин, а последняя пара работает еще более интенсивно.

Вошедшее в басни и поговорки мнение о том, что «рак пятится назад» не совсем справедливо. В нормальной для него обстановке, на дне водоема, он этого не делает. Когда же пойманного рака выпускают обратно в воду, он начинает, так же как креветки, сгибать брюшко и действительно, плывя толчками задом наперед, быстро опускается на дно.

Окраска десятиногих разнообразна. Большинство донных ползающих видов бурого или зеленоватого цвета, напоминающего цвет грунта, на котором они живут. Обитающие среди водорослей или ползающие по ним креветки и крабы зеленого цвета. Прикрепляющийся к саргассовым водорослям и к другим плавающим на поверхности моря предметам краб Planes minutus окрашен по-разному: особи, сидящие на водорослях, бурые или зеленоватые, а сидящие на голубых хондрофорах — синеватые. Очень пестра окраска многочисленных крабов — обитателей коралловых рифов, но и она делает рачков незаметными на фоне многокрасочного кораллового известняка. Тропический сухопутный краб-привидение Ocypode имеет цвет песка. При этом на ярком солнце его тело отбрасывает на светлый песок темную тень. При приближении врага краб подгибает ноги и прижимает плоский карапакс к песку, делаясь совершенно незаметным.

Наряду с этими и многими другими примерами покровительственной окраски десятиногих можно указать и случаи существования у них предупреждающей окраски. Карапакс африканского сухопутного краба Sesarma meinerti пурпуровый и окаймлен желтым кантом, а клешни ярко-красные. При приближении врага Sesarma не прижимается к песку, как краб-привидение, а, наоборот, приподнимается на своих ходильных ногах и потрясает в воздухе клешнями. У самцов манящих крабов цвет их крупной клешни обычно резко контрастирует с цветом карапакса, а также грунта, что делает манящие движения клешней еще более заметными. Так, карапакс Uca batuenta золотисто-коричневый, а клешня совершенно белая, у U. beebi карапакс зеленый, большая часть клешни желтая или розовая, а ее пальцы белые.

Все эти типы окраски определяются присутствием в покровах пигментов, большая часть которых представлена каротиноидами. Особенно обычен из них астаксантин, в чистом виде имеющий красный цвет. Соединяясь с белками, он образует пигменты синеватых и буроватых тонов. При повышении температуры эти соединения разрушаются, астаксантин освобождается. Поэтому раки при варке краснеют.

Помимо десятиногих, цвет которых остается неизменным, существуют виды, меняющие свою окраску в зависимости от цвета грунта, на котором они находятся, или в зависимости от времени суток. Креветки Hippolyte, Palaemon и Palaemonetes на светлом грунте приблизительно через $1^1/_2$ ч светлеют, а на темном темнеют (табл. 54, *10*, *11*). Наряду с этим ночью они светлеют, становясь прозрачными, а днем приобретают ту или иную окраску. Креветка Crangon, наоборот, ночью окрашена темнее, чем днем. Манящие крабы темнеют во время отлива, когда они активны, и светлеют во время прилива, когда они сидят в своих норах.

В толще покровов таких десятиногих расположены многочисленные, снабженные длинными разветвленными отростками органы, называемые хроматофорами и содержащие огромное количество зерен пигмента. У некоторых креветок в каждом хроматофоре находится несколько пигментов, причем каждый из них занимает свои ответвления хроматофора. Хроматофоры Crangon имеют ответвления с черным, белым, желтым и красным пигментами, хроматофоры Penaeus устроены так же, но черный пигмент в них заменен синим. У крабов и других ползающих десятиногих каждый хроматофор содержит один или самое большее два пигмента. Когда все пигментные зерна концентрируются в середине хроматофора, животное светлеет, когда же пигментные зерна распространяются по всем отросткам, оно тем-

неет. Если в отростках находятся пигментные зерна одного цвета, а остальные собраны в центре хроматофора, креветка оказывается окрашенной в цвет распыленного пигмента.

К хроматофорам не подходят нервы. Как показано многочисленными опытами, их деятельностью управляют органы внутренней секреции, находящиеся главным образом в глазном стебельке, а также в головном ганглии и в отходящих от него окологлоточных нервных тяжах. Световое раздражение, воспринимаемое глазами, передается этим органам, а они выделяют в кровь различные гормоны. Одни гормоны заставляют зерна того или иного пигмента распространяться по отросткам хроматофора, другие, наоборот, вызывают их концентрацию. Отрезание глаз или тугая перевязка глазных стебельков полностью нарушает движение зерен пигмента в хроматофорах, так как преграждает путь гормонам в кровь.

Замечателен автоматизм движений пигмента в хроматофорах некоторых ракообразных. У манящих крабов эти движения, как уже указывалось, точно согласованы с приливо-отливным ритмом. У крабов Uca pugnax из двух соседних участков, заливающихся приливом из-за разной конфигурации берега в разное время, периодичность изменения окраски различна. Эти крабы вместе помещались в темную комнату, где каждый из них сохранял присущий ему ритм передвижений пигмента в хроматофорах. Круглосуточное освещение или, наоборот, помещение крабов в условия постоянной темноты, а также содержание их при различной температуре (от 6 до 26 °С) не нарушает этого четкого ритма. Учитывая разницу в часах прилива и отлива в разных частях земного шара, крабов Uca pugilator на самолете перевезли с Атлантического побережья Америки на Тихоокеанское. Невольные путешественники сохранили в новом местообитании выработавшийся у них на родине ритм распыления и концентрации пигментных зерен в хроматофорах. Все это позволяет считать миграции пигмента в хроматофорах манящих крабов одним из лучших примеров существования «биологических часов», идущих точно и правильно независимо от условий внешней среды.

Все же некоторые внешние факторы влияют на хроматофоры манящих крабов. Замечено, например, что при усилении космической радиации степень распыленности темного пигмента в хроматофорах увеличивается; крабы таким образом защищаются от вредного действия коротковолновых излучений. Повышение атмосферного давления уменьшает интенсивность космической радиации, и можно думать, что крабы реагируют на колебания атмосферного давления, а не непосредственно на излучение. Для проверки этой гипотезы крабов помещали в камеру с постоянным атмосферным давлением, причем оказалось, что расположение пигмента в их хроматофорах меняется в соответствии с интенсивностью космической радиации независимо от атмосферного давления.

Способы и объекты питания десятиногих довольно разнообразны. Большинство этих ракообразных можно считать хищниками. Морские ползающие виды находят различных животных — полихет, моллюсков, иглокожих, других ракообразных, разрывают или раздробляют добычу клешнями, перетирают ее жвалами и поедают. Многие способны расправляться с крупными и сильными жертвами. Краб Loxorhynchus grandis (с карапаксом длиной 26 см и шириной 21 см) разрывал клешнями осьминогов и больших морских звезд. Некоторые десятиногие наряду с животными поедают и богатый органическим веществом грунт, а также растения. Раки-отшельники охотно едят разных беспозвоночных, но наряду с ними и грунт, который они захватывают своей меньшей (обычно левой) клешней. Креветки Pandalus, Palaemon, Crangon и др. также едят главным образом мелких животных, но заглатывают и грунт и водоросли. Наши речные раки питаются преимущественно водными растениями — урутью, роголистником, рдестом, харовыми водорослями, но при случае охотно поедают моллюсков, личинок насекомых, а также трупы любых животных. Чрезвычайно широк ассортимент объектов питания некоторых сухопутных десятиногих. Пальмовый вор ест падающие на землю плоды различных пальм, особенно охотно маслянистые плоды панданового дерева, грунт, а также нападает на других сухопутных ракообразных, в том числе на больных особей своего вида. Мнение о питании его кокосовыми орехами неверно. Несмотря на огромную силу своих клешней, он не может разгрызть скорлупу зрелых кокосовых орехов и поедает только разбитые. Помещенный в садок с кокосовыми орехами, пальмовый вор через несколько недель погибал от голода. Неверно также мнение, что пальмовый вор забирается на кокосовые пальмы, чтобы сбросить орехи вниз. Он не может влезать высоко на деревья и совсем не способен слезать с них. Вообще никакой связи между ним и кокосовыми пальмами нет, поскольку он обитает на многих островах, на которых эти пальмы отсутствуют.

Некоторые десятиногие используют в пищу грунт. Тропические и субтропические пресноводные креветки из семейства Atyidae на концах пальцев клешней имеют кисточки щетинок, при помощи которых захватывают ил и передают его в рот. Так же питаются и пещерные представители этого семейства, в том числе живущая в пещерах Закавказья, Балканского полуострова и южной Франции Troglocaris anophthalmus. Полусухопутные манящие крабы также питаются грунтом, поглощая его в огромном количестве. Вокруг отверстий их нор всегда располагаются комочки их

экскрементов, состоящие из пропущенного через кишечник грунта. Морские Galathea метут дно щетинками задних ногочелюстей, причем частицы грунта, разлагающихся водорослей и т. д. застревают между щетинками, а затем счищаются вторыми ногочелюстями и отправляются в рот. Более крупные пищевые частицы раки хватают клешнями.

Фильтраторы среди десятиногих немногочисленны. Живущие в норах Callianassidae энергично машут плеоподами, вызывая таким образом сильный ток воды, направленный в нору. Этот ток проходит через сложенные в виде корзинки передние грудные ноги, густо обсаженные щетинками, которые задерживают взвешенные в воде частицы. Время от времени раки резко сгибают брюшко, и получающийся при этом обратный ток воды промывает фильтрующую камеру, освобождая ее от попавших в нее крупных частиц. Крабовидный рак Porcellana машет задними ногочелюстями, снабженными многочисленными щетинками, отфильтровывая ими мелкие взвешенные частицы.

При добывании пищи основное значение у большинства водных десятиногих имеют чувства обоняния и осязания. После внесения в аквариум с крабами или раками-отшельниками пищи животное реагирует на нее характерными движениями передних антенн, богатых чувствительными цилиндрами, и, почуяв добычу, приступает к ее поискам. Дальнейшее поведение камчатского краба Д. Н. Логвинович описывает так: «В выборе направления (к пище) краб руководствовался тщательным ощупыванием бетонного дна бассейна концами клешней. Краб опускал клешни вертикально вниз и, касаясь грунта концами пальцев клешней, быстро закрывал и открывал их, постепенно обследуя площадку перед собой. Эти щупающие движения чрезвычайно характерны, энергичны, «нервны». Краб искал как бы вслепую, двигаясь чрезвычайно запутанным маршрутом. По мере приближения к корму краб приходил в большое возбуждение, что выражалось в усилении ощупывающих движений клешней по грунту. Однако даже в непосредственной близости от корма (например, на расстоянии 1 см от конца клешней до корма) краб неоднократно промахивался и удалялся от него. Это указывает на то, что осязание концов клешней не выправлялось обонянием или зрением. Наступает момент, когда положение кормового объекта точно определяется крабом, что выражается в стремительном схватывании добычи, которое производится правой или левой клешней или обеими сразу». В опытах Д. Н. Логвинович из-за неспособности направиться прямо к предлагаемой пище краб терял на путь к ней несообразно много времени. В одном случае краб достиг корма, положенного от него на расстоянии 75 см, через 23 мин, причем исколесил 930 см, в другом случае для достижения корма, лежавшего в 260 см, потребовалось всего 17 мин, а в третьем случае, когда корм находился всего в 5 см от краба, последний искал его в течение 65 мин.

Важная роль органов обоняния и осязания при поисках пищи подтверждается и опытами над креветкой Palaemon. После удаления глаз креветки отыскивали пищу в течение 4—5 мин, но когда у них были удалены и передние антенны, время разыскивания увеличилось до 20 мин, однако даже лишенные обеих пар антенн креветки в конце концов все-таки находили пищу, чему помогали чувствительные щетинки ротовых придатков и пальцы ходильных ног.

Несколько иначе происходит охота за движущимися объектами, при которой основное значение приобретает зрение. Хищные крабы неподвижно лежат на дне и высматривают добычу. При виде движущейся жертвы они бегут, а крабы-плавунцы быстро плывут прямо к ней и обычно ее настигают. Многие крабы, в особенности крабы-плавунцы, таким образом успешно ловят рыб.

Все сухопутные десятиногие при поисках пищи руководствуются в первую очередь зрением. Пальмовый вор видит пищу с расстояния в несколько метров и прямо направляется к ней. Он успешно преследует других сухопутных десятиногих, например краба Cardisoma. Крабы-привидения (Ocypode) благодаря своим необыкновенно длинным глазным стебелькам и сложно устроенным глазам (рис. 263) издали видят добычу и умудряются, как уже указывалось выше, ловить даже птиц.

Будучи в большинстве хищниками, десятиногие сами подвергаются нападению многочисленных врагов — рыб, головоногих моллюсков и других десятиногих, а сухопутные виды — птиц и грызунов. Для защиты от врагов десятиногие выработали разнообразные и совершенные приспособления. К таким приспособлениям принадлежат разобранные ранее примеры покровительственной окраски, свойственной некоторым креветкам и крабам, и угрожающие позы многих крабов. Той же цели служат и другие особенности строения и поведения десятиногих.

Многие ползающие десятиногие, например омары, лангусты (табл. 60), крабы, в том числе обычные в Черном море Pachygrapsus и Carcinus (табл. 56, *2*, *4*), укрываются между камнями и раковинами моллюсков, в расщелинах скал и т. д. Существуют крабы и креветки, которые, стремясь к безопасности, закапываются в грунт. Креветки Crangon, Nectocrangon и, вероятно, другие представители семейства Crangonidae, а также донные креветки из семейства Penaeidae днем зарываются в грунт и сидят в нем горизонтально, выставив наружу глаза и антенны, а ночью выходят на охоту. Так же поступают крабы-плавунцы, Galatheidae, некоторые раки-отшельники. Многие крабы, за-

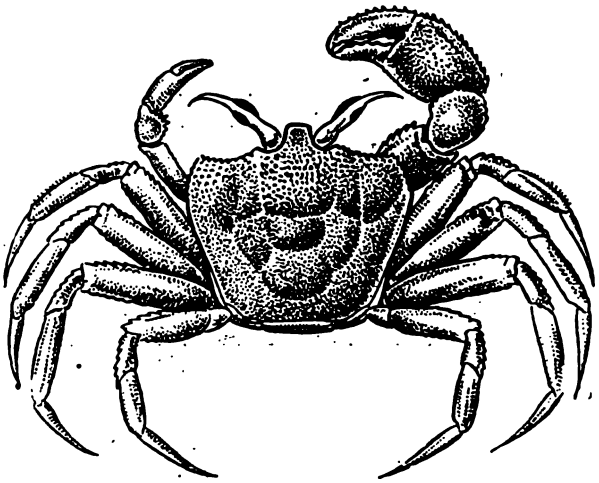


Рис. 263. Краб-привидение Ocypode rotundata.

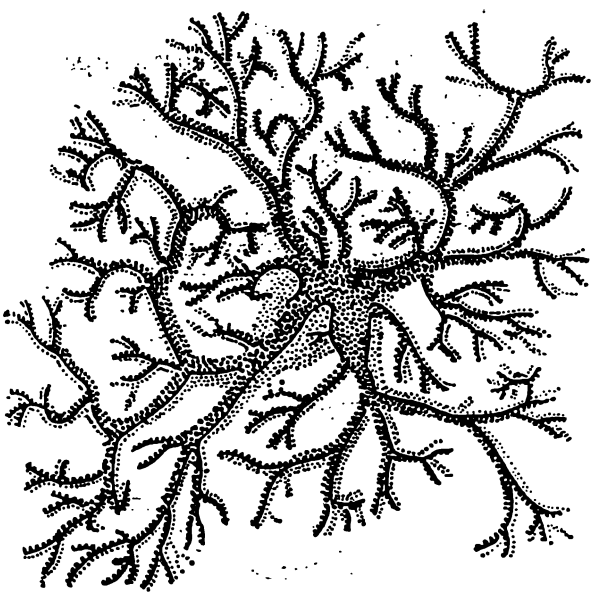
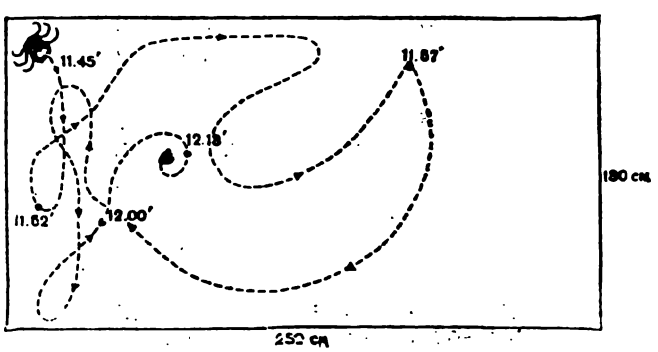


Рис. 264. Хроматофор в стадии наибольшего распространения зерен темного (внутри) и светлого (снаружи) пигмента по всем отросткам.

Рис. 265. Путь камчатского краба к пище в цементном бассейне.

Схематичный рисунок краба — его исходное положение, в конце пути — моллюск литторина, пунктирная линия — путь краба, цифры на ней — время прохождения пути.



рывшись в грунт, располагают свое тело вертикально.

Различные десятиногие строят более или менее совершенные норы, в которых проводят значительную часть жизни. Представителей семейства Callianassidae называют «раками-кротами» за то, что они вырывают глубокие ходы, часто имеющие форму латинской буквы U, а иногда и более сложную. Рачок роет грунт клешнями, выбрасывая его из норы задними грудными ногами. Стенки хода обмазываются илом или выделениями кожных желез рачка (рис. 266).

Менее совершенны норы речных раков, которые они вырывают клешнями в откосах берегов рек и ручьев. В этих норах раки проводят дневное время, а кроме того, зимуют. Некоторые виды американских речных раков из рода Cambarus строят целые туннели длиной до 75 см. Расселившийся в недавнее время по берегам морей и рекам Западной Европы китайский мохнаторукий краб Eriocheir sinensis делает норы в откосах берегов низовьев рек, куда еще доходит прилив. Эти норы наклонные и построены так, что в их низко расположенной концевой части остается морская вода после отлива. E. sinensis своими норами повреждает плотины, оросительные каналы и другие гидротехнические сооружения.

Почти все десятиногие, приспособившиеся к жизни на суше, сооружают норы, имеющие в их жизни большое значение. Обычно норы сухопутных крабов настолько глубоки, что достигают уровня грунтовых вод и их обитатели могут пить находящуюся в их домах воду. В других случаях норы расположены так, что они заливаются во время прилива. Часто норы имеют два выхода. Некоторые манящие крабы, влезая в нору, закрывают вход в нее крышкой из грунта. В каждой норе обитает один краб. Рытье нор осуществляется ходильными ножками одной стороны тела и меньшей клешненосной ногой, причем краб располагается в строящейся норе боком (рис. 267, *2*).

Манящие крабы образуют на илистых прибрежных отмелях тропиков густые поселения. На 1 м² нередко насчитывается 50 и более их нор. При приближении опасности все население такого поселка дружно и молниеносно скрывается в своих убежищах. Крабы замечают летящую птицу на расстоянии 7 м, а человека — на расстоянии 9 м. Они оповещают своих соседей об опасности ударами клешней о грунт. Благодаря колебаниям грунта сигнал принимается даже в том случае, когда крабы не видят друг друга.

Пальмовый вор выкапывает в почве неглубокие норы, которые выстилает волокнами кокосовых орехов. Ч. Дарвин рассказывает, что туземцы на некоторых островах выбирают из нор пальмового вора эти волокна, нужные им в их немудреном хозяйстве. Иногда пальмовый вор довольствуется естественными убежищами — расщелинами в ска-

лах, полостями в осушенных коралловых рифах, но и в таких случаях использует для их обкладки растительный материал, сохраняющий в жилье повышенную влажность.

Некоторые крабы сами нор не роют, а используют в качестве жилища норы или трубки других животных, например трубки сидячих полихет. В трубках червя Chaetopterus поселяются разные представители семейств крабов Pinnotheridae (табл. 56, *14*) и крабовидных Porcellanidae. Последние живут также в ходах, выточенных в известняке моллюском-камнеточцем Pholas.

Раки-отшельники используют пустые раковины брюхоногих моллюсков, пряча в них длинное, лишенное твердых покровов брюшко. Они подбирают себе раковины по размерам и плотно в них удерживаются уроподами и укороченными задними грудными ногами. На врагов рак-отшельник реагирует, забираясь целиком в раковину и закрывая ее устье своими клешнями. Раки-отшельники одного вида могут заселять раковины разных видов моллюсков. Например, Pagurus prideauxi использует раковины не менее 25 видов брюхоногих. Однако раки-отшельники, по-видимому, отдают предпочтение раковинам определенных видов. В аквариуме Pagurus acadianus выбирал в первую очередь раковины Buccinum, во вторую — Thais и в третью — Littorina, что соответствует частоте использования раковин этих видов раком-отшельником в естественных условиях. Предпочтение, оказываемое одним раковинам перед другими, связано с различным отношением внутреннего объема раковины к ее массе. При выборе раковины раки-отшельники руководствуются не зрением, а осязанием. Насильно извлеченные из своего убежища, они стремятся возвратиться в старую раковину, несмотря на возможность занять предлагаемую им другую того же вида и размера. Однако после линьки старая раковина оказывается тесной для ее владельца и он подыскивает новую, более вместительную. Искусственно лишенный раковины рак-отшельник чувствует себя крайне неспокойно, напоминая, по выражению Тэйлора, купальщика, у которого украли одежду.

Некоторые виды раков-отшельников поселяются не в спирально извитых раковинах брюхоногих моллюсков, а в почти прямых конусовидных раковинах лопатоногих моллюсков или даже в кусках бамбука. У таких видов брюшко вполне симметрично. Близкий к ракам-отшельникам сухопутный рак Coenobita прячет свое мягкое брюшко в пустые раковины наземных моллюсков. Обитающий на Бермудских островах C. diogenes использует в качестве жилья только раковины Livona pica. Этот вид здесь вымер, и рак разыскивает его полуископаемые остатки. Других подходящих моллюсков на Бермудских островах нет, и чрезвычайно интересно, какая судьба ждет C. diogenes в дальнейшем, когда запас пустых раковин Livona истощится.

От поселения в чужих ходах и пустых раковинах один шаг к жизни на поверхности тела и в полости тела живых животных, которые могут быть также использованы как убежища. Такой шаг многие десятиногие ракообразные сделали.

Существуют креветки, проводящие всю жизнь внутри губок. В двух губках Speciospongia vesparа общим объемом 50 000 см³ было обнаружено 18 000 экземпляров двух видов раков-щелкунов

Рис. 266. Рак-крот Callianassa и его норы:
1 — Callianassa tyrrhena; *2* — норы Callianassa.

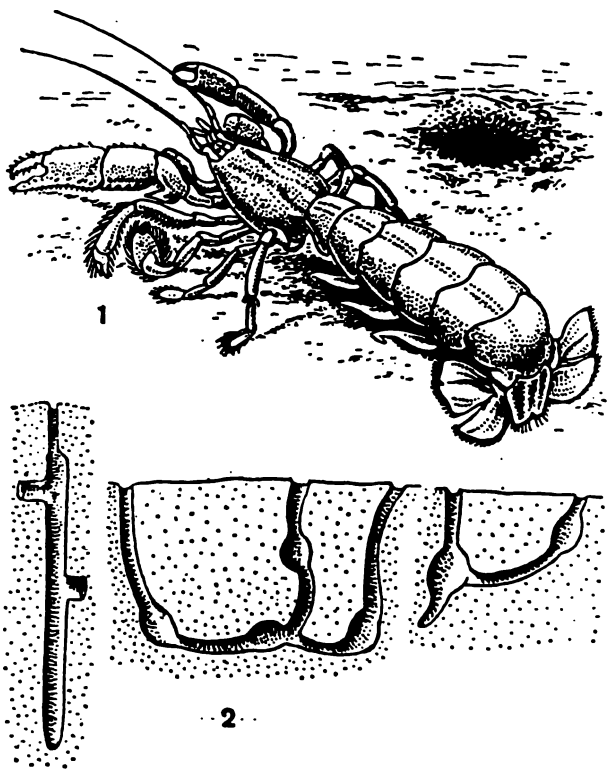
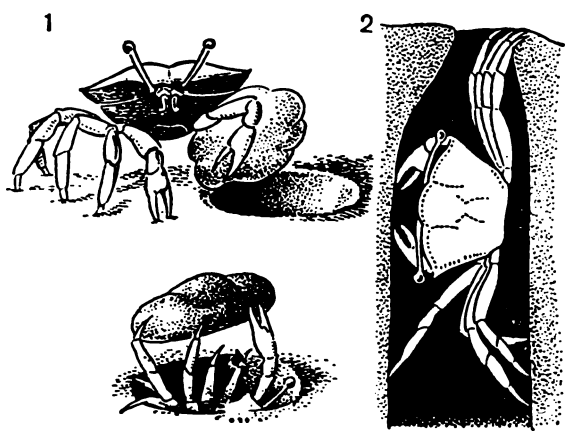


Рис. 267. Манящий краб Uca, закрывающий вход в нору (*1*) и сидящий в ней (*2*).



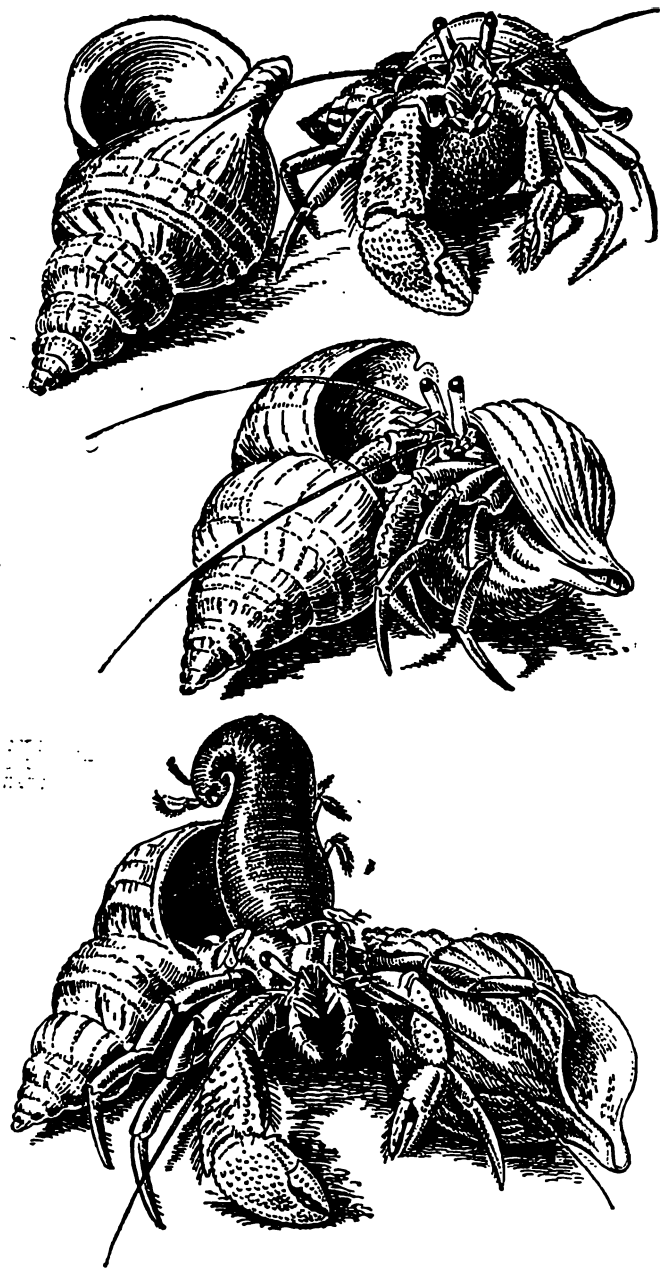
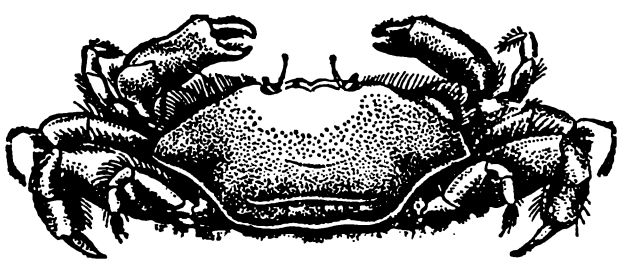


Рис. 268. Рак-отшельник Pagurus pubescens, меняющий раковину.

Рис. 269. Краб Pinnixa chaetopteriana, живущий в трубках червя Chaetopterus.



Synalpheus. Креветки из рода Spongicola сидят попарно (самец и самка) в полостях стеклянных губок, куда они попадают еще будучи личинками и откуда затем, увеличившись в размерах, выбраться уже не могут. Другие креветки и некоторые крабы обитают под колоколом медуз, есть десятиногие, живущие среди щупалец актиний и других коралловых полипов. В этих случаях рачки оказываются защищенными от врагов стрекательными клетками щупалец кишечнополостных. Маленькие (самки до 5—6 мм, самцы обычно до 1,2 мм) крабики из семейства Hapalocarcinidae образуют на стволах рифообразующих кораллов известковые галлы, в полости которых обитают парами. Молодой крабик выедает тело полипа из его известковой чашечки и занимает его место. Растущая колония постепенно замуровывает крабика, но остается отверстие, через которое в полость галла попадает вода, а вместе с ней кислород для дыхания и органическая взвесь для питания. Среди игл морских ежей укрываются другие мелкие крабики, в некоторых случаях объедающие мускулы, приводящие в движение иглы и педицеллярии ежа. Ряд креветок из подсемейства Pontoniinae, остальные представители которого также связаны с другими животными (губками, оболочниками, кишечнополостными), приспособлен к жизни в чашечках морских лилий, под цвет которых креветки окрашены. Среди крабов такими же обычными сожителями других животных можно считать так называемых «крабов-горошинок» (сем. Pinnotheridae), характеризующихся малыми размерами и относительно очень широким карапаксом. Различные виды этого семейства обитают внутри самых разных животных — в задней кишке морских ежей и голотурий, в мантийной полости двустворчатых моллюсков, в асцидиях, а иногда в трубках полихет и в норах различных червей и раков (рис. 269).

Десятиногие ракообразные используют других животных не только в качестве убежища, но и для маскировки оружия, направляемого против своих врагов. Мелководные крабы из семейства Dorippidae при помощи загнутых на спинную сторону грудных ножек последней пары таскают над собой створку или обломок раковины какого-нибудь двустворчатого моллюска, полностью закрывая свое тело, за что и получили меткое название «стыдливых крабов». Крабы из семейства Majidae срезают своими клешнями различных обрастающих камни животных — губок, гидроидов, мшанок, колониальных асцидий — и помещают их на спинную сторону карапакса, где животные продолжают расти. Этому способствуют специальные крючковидные щетинки поверхности карапакса, к которым хорошо прикрепляется живой наряд краба, а также секрет желез задних ногочелюстей, склеивающий в кучки оторванных клешнями животных.

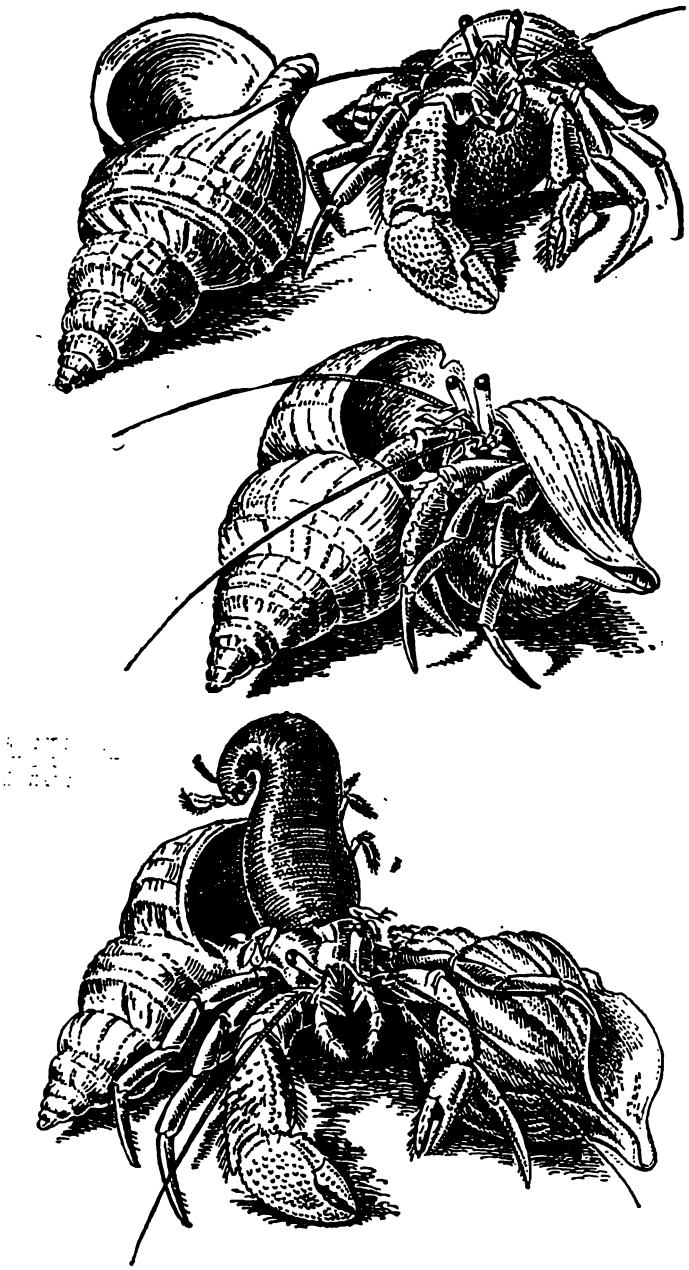
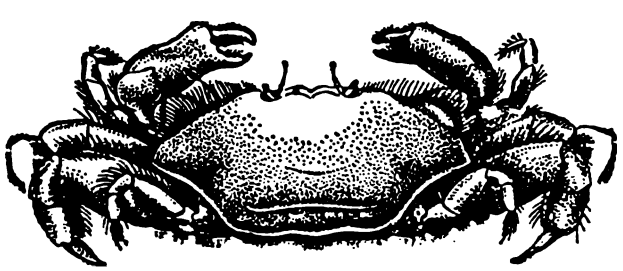


Рис. 268. Рак-отшельник Pagurus pubescens, меняющий раковину.

Рис. 269. Краб Pinnixa chaetopteriana, живущий в трубках червя Chaetopterus.



Synalpheus. Креветки из рода Spongicola сидят попарно (самец и самка) в полостях стеклянных губок, куда они попадают еще будучи личинками и откуда затем, увеличившись в размерах, выбраться уже не могут. Другие креветки и некоторые крабы обитают под колоколом медуз, есть десятиногие, живущие среди щупалец актиний и других коралловых полипов. В этих случаях рачки оказываются защищенными от врагов стрекательными клетками щупалец кишечнополостных. Маленькие (самки до 5—6 мм, самцы обычно до 1,2 мм) крабики из семейства Hapalocarcinidae образуют на стволах рифообразующих кораллов известковые галлы, в полости которых обитают парами. Молодой крабик выедает тело полипа из его известковой чашечки и занимает его место. Растущая колония постепенно замуровывает крабика, но остается отверстие, через которое в полость галла попадает вода, а вместе с ней кислород для дыхания и органическая взвесь для питания. Среди игл морских ежей укрываются другие мелкие крабики, в некоторых случаях объедающие мускулы, приводящие в движение иглы и педицеллярии ежа. Ряд креветок из подсемейства Pontoniinae, остальные представители которого также связаны с другими животными (губками, оболочниками, кишечнополостными), приспособлен к жизни в чашечках морских лилий, под цвет которых креветки окрашены. Среди крабов такими же обычными сожителями других животных можно считать так называемых «крабов-горошинок» (сем. Pinnotheridae), характеризующихся малыми размерами и относительно очень широким карапаксом. Различные виды этого семейства обитают внутри самых разных животных — в задней кишке морских ежей и голотурий, в мантийной полости двустворчатых моллюсков, в асцидиях, а иногда в трубках полихет и в норах различных червей и раков (рис. 269).

Десятиногие ракообразные используют других животных не только в качестве убежища, но и для маскировки оружия, направляемого против своих врагов. Мелководные крабы из семейства Dorippidae при помощи загнутых на спинную сторону грудных ножек последней пары таскают над собой створку или обломок раковины какого-нибудь двустворчатого моллюска, полностью закрывая свое тело, за что и получили меткое название «стыдливых крабов». Крабы из семейства Majidae срезают своими клешнями различных обрастающих камни животных — губок, гидроидов, мшанок, колониальных асцидий — и помещают их на спинную сторону карапакса, где животные продолжают расти. Этому способствуют специальные крючковидные щетинки поверхности карапакса, к которым хорошо прикрепляется живой наряд краба, а также секрет желез задних ногочелюстей, склеивающий в кучки оторванных клешнями животных.

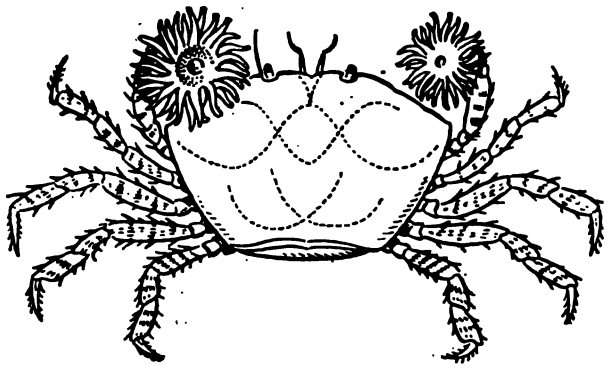


Рис. 272. Краб Lybia tesselata с актиниями в каждой клешне.

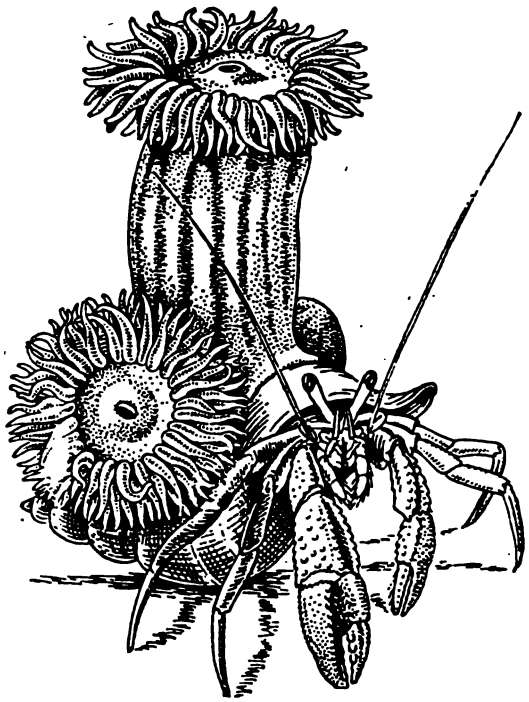
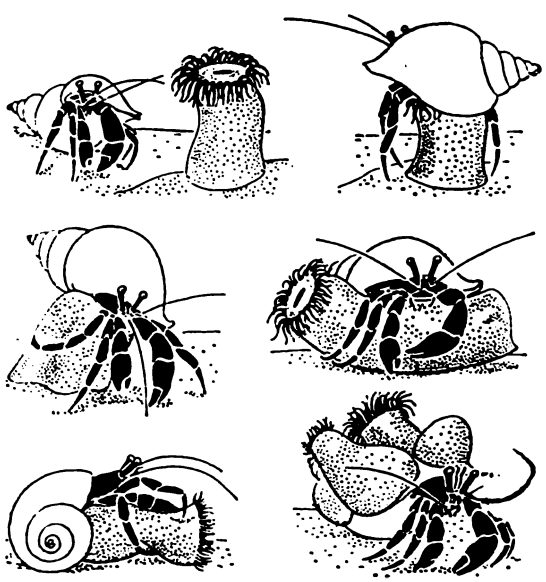


Рис. 273. Рак-отшельник Pagurus bernhardus с актиниями Sagartia parasitica на раковине.

он закрывает клешней отверстие своей раковины, актиния остается снаружи и как бы охраняет вход в жилище. Другой рак-отшельник — Paguropsis typica — держит над собой защищающую его актинию Mammilifera.

Сожительство раков-отшельников с актиниями — обычное явление. Для раков-отшельников актинии служат средством защиты от врагов, актинии питаются остатками пищи своих хозяев. Поскольку как раки-отшельники, так и актинии получают от совместной жизни обоюдную пользу, это сожительство считается ярким примером одного из типов симбиоза — мутуализма (см. том 1).

Рис. 274. Рак-отшельник Pagurus arrosor, сажающий на свою раковину актинию.



Некоторые виды раков-отшельников и актиний могут жить как вместе, так и порознь. В таких случаях раки-отшельники при смене раковины оставляют свою сожительницу на старой брошенной раковине. Другие виды раков-отшельников (Pagurus arrosor) иногда существуют без актиний, но если рак находит актинию, то немедленно сажает ее на свою раковину, а при смене жилища пересаживает на новую. Наконец, рак-отшельник Pagurus prideauxi и актиния Adamsia palliata всегда живут только совместно. Лишь молодые актинии сидят на камнях, а взрослые — только на раковинах раков-отшельников, иногда по нескольку экземпляров на одной раковине. После поселения на раке-отшельнике актинии ее подошва разрастается, покрывает почти всю раковину и часто даже продолжается за устье. Если на раковине находятся две или несколько актиний, они располагаются так, чтобы уравновесить друг друга и не свалить на бок раковину и ее обитателя. Меняя раковину, рак-отшельник осторожно и заботливо клешнями переносит на новую раковину свою сожительницу. Искусственно разделенные рак-отшельник и актиния порознь потребляют меньше кислорода, чем когда они живут совместно. Рак-отшельник постоянно поедает пищу, обстрелянную стрекательными клетками актинии. В связи с этим он приобретает иммунитет по отношению к ее яду. Впрыскивание этого яда переносится раком-отшельником безболезненно, в то время как такая же доза вызывает гибель краба Carcinus.

Третьим сожителем рака-отшельника и актинии часто бывают многощетинковые черви. Nereilepas fucata обитает в раковине, занятой Pagurus prideauxi, а Nereis cyclurus — в раковинах, занятых P. ochotensis и P. armatus. Эти черви иногда встречаются и в других условиях—в норах различных животных и в пустых раковинах. Замечательно, что рак-отшельник не трогает «своего» червя, хотя охотно поедает других. Больше того, при переселении в новую раковину он переносит с собой и червя. Черви принимают участие в трапезах рака-отшельника, высовываясь в это время из раковины и подбирая куски разрываемой хозяином пищи. Они приносят пользу своему сожителю, очищая полость его раковины и объедая паразитов с его мягкого брюшка.

Раки-отшельники сожительствуют не только с актиниями, но и с представителями другой близкой группы кишечнополостных — зоантариями, играющими в этом симбиозе такую же роль, как актинии. Некоторые виды актиний и зоантарий живут только на определенных видах раков-отшельников, другие, как например Sagartia parasitica, сожительствуют с многими видами.

Помимо кишечнополостных, раковины раков-отшельников часто обрастают губки. При этом очень часто губка почти полностью растворяет раковину, и рак-отшельник оказывается окруженным губкой, как, например, у дальневосточного Pagurus cavimanus.

Защитное значение имеет, по-видимому, и способность некоторых десятиногих издавать звуки. В этом отношении особенно интересны раки-щелкуны (сем. Alpheidae), широко распространенные на тропических и субтропических мелководьях и встречающиеся также у нас в Черном и Японском морях. Они обычно прячутся между стволами кораллов, среди колоний мшанок, водорослей и камней, а также в губках. Одна из клешней этих рачков очень крупная и имеет своеобразное строение. На внутренней поверхности неподвижного пальца расположено углубление, а на подвижном пальце — соответствующий ему выступ. Перед щелчком подвижный палец отгибается, а затем благодаря сокращению сильного мускула прижимается к неподвижному. Выступ подвижного пальца входит в углубление неподвижного, и через канал, возникающий при смыкании пальцев, выбрызгивается струя выдавливаемой из углубления воды. При этом раздается громкий щелчок, усиливающийся благодаря пустым пространствам внутри клешни, которые служат резонаторами (рис. 276). Поскольку альфеусы обычно образуют плотные скопления, одновременное щелканье сотен рачков создает сильный шум. По описанию Н. И. Тарасова, «при извлечении губки, густо населенной альфеусами, слышна долго неутихающая громкая трескотня, напоминающая горение хвороста», а в других случаях

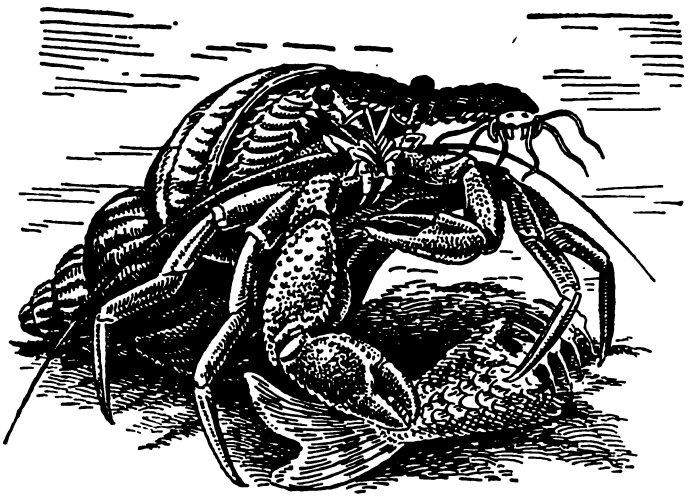
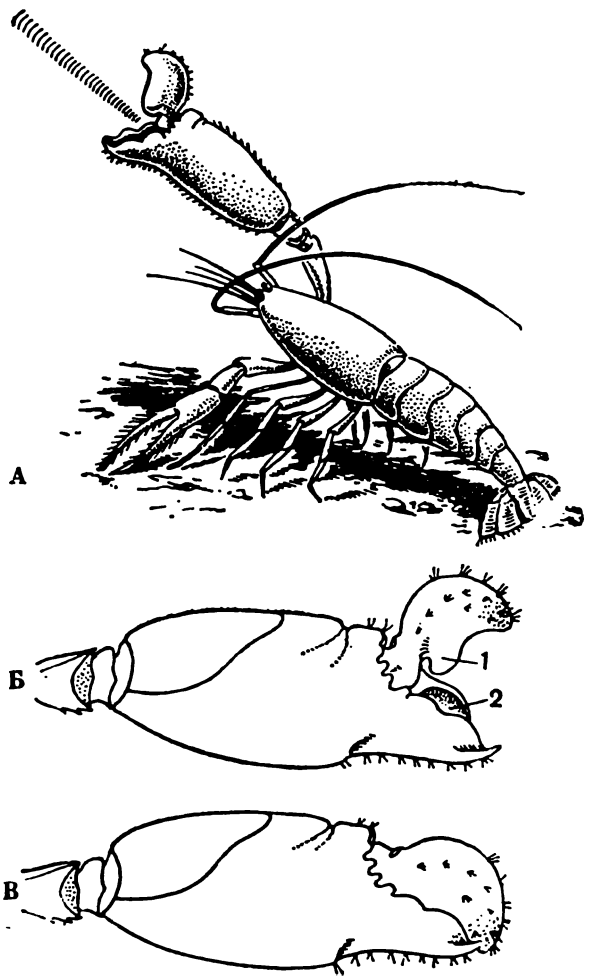


Рис. 275. Симбиоз рака-отшельника Pagurus ochotensis и червя Nereis cyclurus.

Рис. 276. Щелканье альфеуса:

А — щелкающий рачок, видна возникающая при щелканье струя воды; *Б*, *В* — щелкающая клешня альфеуса перед щелчком (*Б*) и после него (*В*); *1* — выступ подвижного пальца; *2* — углубление на неподвижном пальце.



при щелканье альфеусов «возникают шумы, напоминающие звуки, которые раздаются при заклепывании котла».

При щелчке возникают не только звуковые, но и ультразвуковые колебания. По всей вероятности, биологический смысл щелканья заключается в том, что мелкие ракообразные и рыбы получают сильный, а иногда и смертельный ультразвуковой удар. Таким образом, щелканье можно считать защитной реакцией: недаром альфеусы отвечают им на всякого рода раздражения.

Лангусты также издают громкие звуки, отпугивая ими своих врагов. На первом членике задних антенн у лангустов есть лопасть, которая скребет о килевидный выступ передней части карапакса, причем возникает трескучий звук. Калифорнийский лангуст перед стрекотаньем угрожающе машет задними антеннами, усаженными острыми шипами. Рыбы отскакивают от лангуста и, по наблюдениям М о у л т о н а, иногда теряют при этом свою добычу, которую подбирает лангуст. Известны и некоторые другие стрекочущие и скрипящие десятиногие.

К защитным приспособлениям десятиногих принадлежит также присущая многим из них способность к а в т о т о м и и — произвольному отрыванию своих конечностей. Когда враг хватает за ногу какого-нибудь рака, тот оставляет свою конечность врагу, а сам на оставшихся ногах спасается бегством. Привязанный за ногу краб отрывает ее при виде осьминога. Таким образом можно лишить краба шести ног, но, если краба ослепить, автотомии не происходит. Отрывание конечностей осуществляется всегда в строго определенном месте, недалеко от их основания, при помощи специальных мышц — автотомизаторов, которые загибают ногу вверх до тех пор, пока она не обломится. В месте отрыва внутри конечности находятся два расположенных поперечно соединительнотканных листка, помогающих быстро приостановить кровотечение. Некоторые десятиногие могут в случае необходимости отрывать себе конечности своими клешнями или задними ногочелюстями.

Способность к автотомии всегда сопровождается способностью к р е г е н е р а ц и и. Утраченная конечность постепенно отрастает вновь, тем скорее, чем чаще животное линяет, поскольку рост регенерирующей конечности происходит только после линьки. У крупных омаров полная регенерация клешней происходит через 2 года после их потери, у самок речных раков — через 3—4 года, а у чаще линяющих самцов — через $1^1/_2$—2 года. Если при утере конечности или глазного стебелька были повреждены связанные с ними нервные центры, то на их месте может вырасти придаток ненормального строения. Так, у многих креветок взамен глазного стебелька появляется усик, напоминающий переднюю антенну. Такое явление называют г е т е р о м о р ф о з о м.

Почти все десятиногие ракообразные раздельнополы, причем самцы внешне хорошо отличаются от самок. У креветок, как правило, самцы мельче самок, а у ползающих десятиногих наоборот, и только у крабов, живущих в других животных (Hapalocarcinidae, Pinnotheridae), самцы, так же как у креветок, уступают по размерам самкам. Часто самцы имеют более сильно развитые клешни, помогающие удерживать самку при спаривании. Иногда, как, например, у краба-плавунца Portunus, самец и самка различаются по цвету, а у травяного краба Carcinus по форме карапакса.

Особенно четко проявляется половой диморфизм в строении брюшка и его придатков. Как уже указывалось, передние брюшные ножки самцов целиком или частично преобразованы в органы, при помощи которых самец переносит сперматофоры, прикрепляя их к половым отверстиям самки, а у крабов вводя их в ее половые пути. Нередко брюшко самок бывает шире, чем у самцов (самки носят под ним икру), а у крабов оно, кроме того, часто состоит из большего числа сегментов, так как у самцов брюшные сегменты частично сливаются между собой.

У некоторых крабов наблюдается полиморфизм самцов. Так, среди самцов Inachus различаются три категории: мелкие крабики с толстыми клешнями, несколько более крупные, но с плоскими, как у самок, клешнями и самые крупные, опять с толстыми клешнями, причем семенники хорошо развиты только у крабов первой и третьей категории.

Гермафродитизм свойствен лишь немногим креветкам. Таковы все представители семейства Pandalidae, в том числе и промысловые виды Pandalus borealis и P. latirostris. Это типичные протерандрические гермафродиты. При наступлении половозрелости они становятся самцами, а на третий год жизни превращаются в самок. Сходным образом происходит смена пола у Lysmata seticauda и Calocaris macandrae.

Самцы водных десятиногих находят самок, руководствуясь чувством обоняния и осязания. На жгутах передних антенн самцов креветок особенно много чувствительных щетинок, помогающих, вероятно, в поисках самок. Сухопутные крабы пользуются для этого зрением. Самцы издали видят самок и быстро бегут к ним.

Непосредственно перед спариванием самка линяет. У многих крабовидных отшельников, например у камчатского краба и у некоторых настоящих крабов, в том числе у мохнаторукого краба, линьке самки предшествует так называемое «положение рукопожатия», при котором самец и самка стоят друг перед другом и самец крепко держит в своих клешнях клешни самки. При этом оба партнера приподнимаются на своих грудных

ногах. «Положение рукопожатия» может длиться довольно долго, у камчатского краба от 3 до 7 дней, и заканчивается линькой самки, причем, по некоторым наблюдениям, самец помогает самке слинять, стаскивая с нее старый панцирь. Другие крабы ждут линьки самки, взобравшись на нее сверху.

После линьки самки наступает спаривание. Самец при помощи передних брюшных ног прикрепляет сперматофоры близ половых отверстий самки и только у крабов вводит их в семяприемники самки. Самцы некоторых раков-отшельников приклеивают сперматофоры к раковине, в которой живет самка.

У разных видов спаривание осуществляется по-разному. Креветки Sicyonia carinata и Athanas nitescens располагаются перпендикулярно друг к другу, причем самец оказывается лежащим на спине снизу, а самка спиной кверху над ним. У речных раков, омаров, лангустов, Galatheidea и некоторых других самка лежит на спине, а самец находится над ней спиной вверх. У многих крабов и у крабовидных отшельников самец сидит сверху, на спинной стороне самки. Молодые самцы (длиной 10 мм) Athanas nitescens в течение нескольких минут спариваются с разными самками 4—5 раз, более крупные (17—20 мм) — один раз. Самцы других креветок, китайского и камчатского крабов, речного рака Cambarus также часто спариваются с несколькими самками. Самкам некоторых крабов для оплодотворения яиц достаточно одного спаривания в несколько лет, так как сперматозоиды в семяприемниках остаются живыми. Самка американского голубого краба (Callinectes) спаривается один раз в жизни, в возрасте 3 лет, а живет 7 лет и откладывает яйца ежегодно.

Промежуток между спариванием и откладкой яиц у разных видов различен. Самки Athanas и других креветок начинают откладку яиц через несколько минут после спаривания, речные раки — через 10—45 суток, краб Carcinus — через несколько месяцев. Для откладки яиц омары, речные раки и раки-отшельники опрокидываются на спину, а креветки ложатся на бок и подгибают брюшко так, чтобы между ним и нижней поверхностью груди образовалось пространство, куда и попадают яйца. Вместе с яйцами выделяется секрет, растворяющий оболочки сперматофоров, сперматозоиды освобождаются и оплодотворяют яйца. Самки лангустов разрывают оболочку сперматофора когтем задней ходильной ноги. Секрет цементных желез, находящихся у крабов в семяприемниках, а у остальных десятиногих на нижней поверхности брюшка и на брюшных ножках, образует наружную оболочку каждого яйца, а также тяж, который прикрепляет его к брюшным ножкам матери. Крабы Carcinus при откладывании яиц зарываются в грунт, без чего не происходит прикрепления яиц. В дальнейшем яйца остаются на плеоподах вплоть до выхода личинок или молодых рачков. Только у самых примитивных креветок, объединяемых в семейство Penaeidae, процесс откладывания яиц происходит иначе: они откладывают яйца прямо в воду.

Плодовитость десятиногих колеблется в широких пределах. При этом чем больше яиц, тем меньше их размеры. Очень плодовиты некоторые крабы: число яиц, выметываемых Cancer pagurus Carcinus maenas, достигает 3 млн. (но в Черном

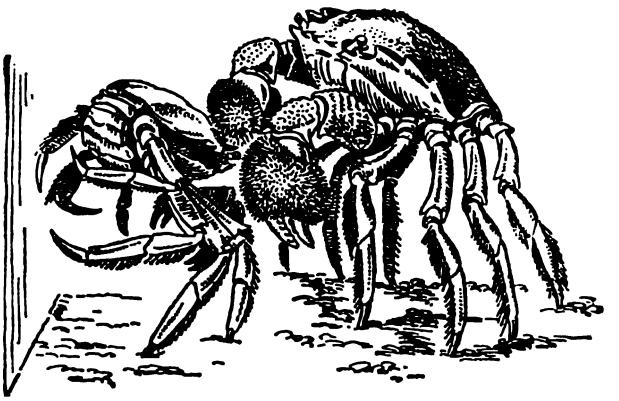
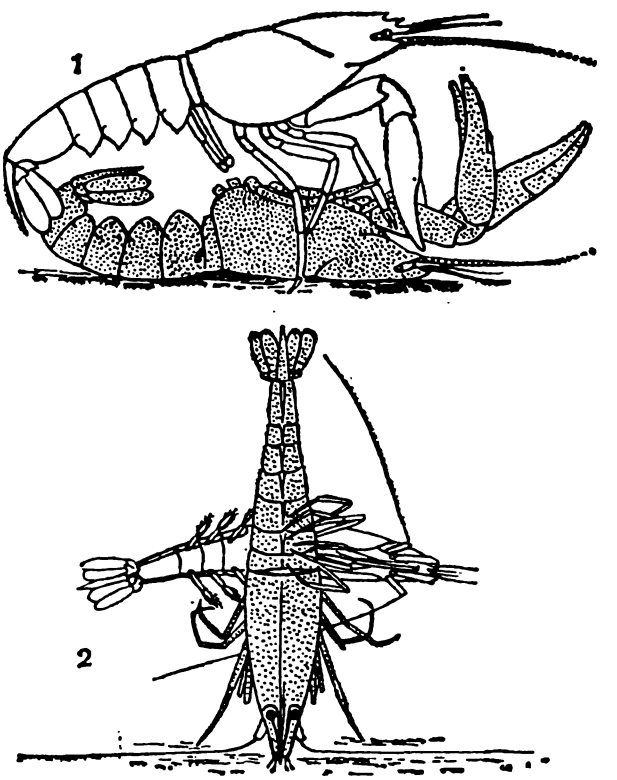


Рис. 277. «Положение рукопожатия» у мохнаторукого краба Eriocheir sinensis.

Рис. 278. Спаривание десятиногих:
1 — американского речного рака Cambarus affinis; *2* — креветки Sicyonia carinata (самец светлый).



море у последнего не более 180 000 яиц), у Callinectes sapidus — 2 млн., у Eriocheir sinensis оно колеблется от 270 000 до 920 000 и т. д. Гораздо ниже плодовитость наших северных крабов (Hyas coarctatus — 1 000—16 000 яиц, H. araneus — до 110 000 яиц). Очень высока плодовитость лангустов — от 500 000 до 1,5 млн. яиц. У раков-отшельников число яиц обычно не доходит до 10 000, но у близкого к ним камчатского краба оно значительно больше — от 70 000 до 270 000. Среди креветок наиболее плодовиты Penaeidae, откладывающие яйца в воду: Penaeus trisulcatus мечет около 800 000, Parapenaeopsis longirostris около 400 000 яиц. Креветки, вынашивающие яйца на себе, откладывают их в меньшем количестве: Pandalus latirostris — 150—450, P. borealis — 400—3 000, Palaemon adspersus — 160—3600, P. elegans — 280—1600, Crangon crangon — 1500—15 000. Сравнительно невелика и плодовитость европейского и норвежского омаров (8 000—32 000 и 1 300—4 000 яиц).

У всех пресноводных и глубоководных десятиногих плодовитость значительно меньше, чем у морских мелководных. Наши речные раки откладывают от 60 до 500—600 яиц, тропические пресноводные крабы — 20—150, глубоководные планктонные креветки — 15—60, глубоководный Munidopsis rostrata — 230. Из их крупных яиц выходит не личинка, а уже почти сформировавшийся рачок.

Яйца остаются прикрепленными к брюшным ножкам матери в течение продолжительного времени. Камчатский краб и европейский омар вынашивают их почти целый год, норвежский омар — 9 месяцев, краб Cancer pagurus — 7—8 месяцев, речные раки — около полугода, Pandalus borealis — 5 месяцев, Carcinus maenas — летом 2 месяца, зимой 5—6 месяцев, китайский мохнаторукий краб и креветки рода Palaemon — 1—$1^1/_2$ месяца, пальмовый вор — 3—4 недели, краб-плавунец Portunus trituberculatus — 2—3 недели. Эти различия зависят в первую очередь от температуры, которая влияет на скорость эмбрионального развития.

У большинства десятиногих из яйца выходит личинка, резко отличающаяся от взрослых как по строению, так и по образу жизни. У многих пресноводных, глубоководных и обитающих при низкой температуре видов развитие прямое, т. е. все личиночные стадии проходят под покровом яйцевой оболочки и из яйца появляется маленький почти сформировавшийся рачок.

Различают несколько стадий плавающих личинок десятиногих ракообразных (табл. 64). Первая из них — науплиус — свойственна только примитивному семейству креветок Penaeidae (табл. 64, *12*). Стадия метанауплиуса есть также только у них и у некоторых представителей близкого семейства Sergestidae. У большинства морских мелководных десятиногих из яйца выходит личинка, находящаяся на стадии зоэа (табл. 64, *1*,*5*). Для нее характерно разделение тела на покрытую карапаксом головогрудь и сегментированное брюшко, причем последний его сегмент еще не отделен от тельсона. Глаза зоэа стебельчатые, очень сильно развиты ногочелюсти, наружные ветви которых служат основными органами плавания, а задние грудные и все брюшные ножки еще не образовались или зачаточны. У зоэа крабов передняя часть тела вздутая, на карапаксе расположены длинные шипы — один на спине и два по бокам, а кроме того, имеется длинный рострум (табл. 64, *1*). У зоэа раков-отшельников и близких к ним групп задний край карапакса выемчатый, его заднебоковые углы оттянуты в шипы и также есть длинный рострум (табл. 64, *11*). Все эти выросты помогают личинкам существовать в толще воды, так как затрудняют их погружение.

За стадией зоэа у длиннохвостых десятиногих следует стадия м и з и с. На этой стадии все грудные конечности хорошо развиты, снабжены наружными ветвями и служат для плавания, задний брюшной сегмент отделен от тельсона, начинается развитие брюшных конечностей. У большинства креветок стадия мизис сходна с мизидами, почему она и получила свое название, но у некоторых групп она имеет причудливую форму. Таковы, например, листовидные, совершенно прозрачные мизисные личинки лангустов, так называемые ф и л л о з о м ы (табл. 64, 7), или шаровидные личинки глубоководных Eryonidae, так называемые э р и о н е и к у с ы (табл. 64, *4*). У омаров личинка выходит из яйца на этой стадии (табл. 64, *9*). Мизисной стадии длиннохвостых соответствует стадия метазоэа крабов, раков-отшельников и близких к ним групп. Метазоэа отличается от мизис отсутствием наружных ветвей грудных ног.

Последняя личиночная стадия носит название д е к а п о д и т н о й. На этой стадии карапакс уже почти такой же, как у взрослого ракообразного, но брюшко часто имеет иное строение. Декаподитная стадия крабов — м е г а л о п а и декаподитная стадия раков-отшельников и близких к ним форм — г л а у к о т о э характеризуются еще не подогнутым под грудь и вполне симметричным брюшком, снабженным сильными плеоподами, при помощи которых личинка плавает (табл. 64, *8*, *10*). Затем она садится на дно, линяет и превращается в молодую особь с нормально устроенным брюшком, подогнутым под грудь у крабов или спирально закрученным у раков-отшельников.

Продолжительность существования личинок в планктоне различна у разных видов: у креветок Palaemon adspersus и Crangon crangon и краба Carcinus maenas — 4—5 недель, у пресноводной креветки Atyaephyra desmaresti и у европей-

ского омара — 2—3 недели, у креветки Pandalina brevirostris — 2 месяца, у обыкновенного лангуста Palinurus — 3 месяца, у креветки Sergestes arcticus — 4—5 месяцев, а у лангуста Panulirus — до 6 месяцев. За время пребывания в планктоне филлозомы лангустов разносятся течениями на далекие расстояния. С этим связывают циркумтропическое распространение некоторых лангустов.

Многие планктонные личинки десятиногих — хорошие пловцы. Когда они плавают при помощи ногочелюстей, т. е. на стадии зоэа, они двигаются задним концом вперед или, как многие зоэа крабов, спинной стороной вперед. При этом зоэа Galathea проплывает 1 м за 45—56 с, Porcellana — за 65—92 с. После превращения в последующие стадии, когда органами движения становятся плеоподы, личинки двигаются передним концом вперед. Пищей личинкам служат разные планктонные водоросли и животные.

Огромное количество личинок погибает, становясь жертвами различных хищников или попадая в неподходящие условия. По расчетам японского зоолога Марукава, из 200 000 зоэа первой стадии, которых дает одна самка камчатского краба, до второй стадии зоэа доживает 13, а до стадии глаукотоэ 7 личинок.

У большинства пресноводных, глубоководных и холодноводных десятиногих яйца крупные, богатые желтком, и всё превращение личинки проходят под покровом яйцевой оболочки. Из яйца выходит маленький рачок, который отличается от взрослых главным образом отсутствием последней пары брюшных конечностей. Новорожденные рачки удерживаются на плеоподах матери при помощи своих конечностей. У речных раков северного полушария (сем. Astacidae) для этого служат клешни, а у речных раков южного полушария (сем. Parastacidae) — задние грудные ножки. Сходным образом ведут себя вылупившиеся из яиц пресноводные крабы (сем. Potamonidae), полуглубоководная креветка Sclerocrangon ferox и глубоководная S. zenkevitchi.

С размножением связаны миграции многих десятиногих. Они стремятся к моменту выхода из яиц личинок попасть в условия, наиболее благоприятные для существования своих новорожденных потомков. Мохнаторукий краб, поднимающийся довольно высоко вверх по рекам Западной Европы, для размножения переселяется в солоноватую воду предустьевых пространств. Точно так же мигрируют в море для размножения некоторые Penaeidae, остальное время проводящие в солоноватой или пресной воде, как например Penaues carinatus и Penaeopsis dobsoni из индийского солоноватоводного озера Чилька или Penaeus plebejus из рек Австралии. Многие морские креветки и некоторые крабы, когда приходит время выхода личинок из яиц, перекочевывают

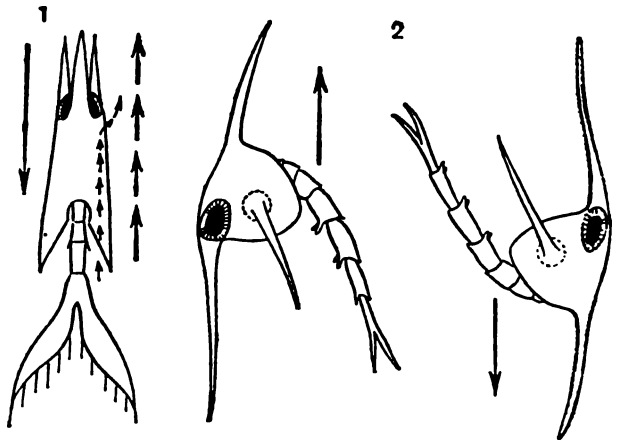
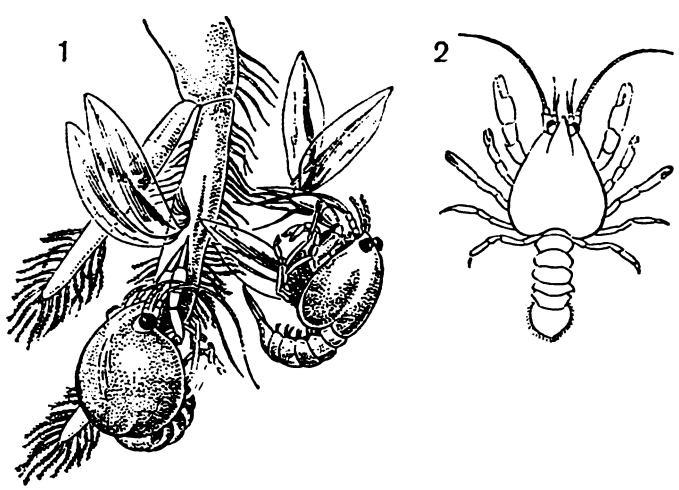


Рис. 279. Движения зоэа Munida (*1*) и крабов (*2*).

на прибрежные мелководья, где вода сильнее прогрета. Наиболее интересны нерестовые миграции сухопутных десятиногих. Самки сухопутных раков-отшельников — пальмового вора и Coenobita, а также сухопутных крабов из семейства Gecarcinidae, несущие на брюшных ножках яйца, в которых сформировались зоэа, массами стремятся к морю. Они идут иногда издалека, преодолевая по нескольку километров. Переселения обычно совершаются ночью или днем во время дождя, поскольку период размножения сухопутных десятиногих приходится на сезон тропических ливней. Достигнув морского берега, самки заходят в воду или забираются на камни и, как пальмовый вор, стряхивают яйца в воду либо, частично погрузившись в воду, ждут, когда из яиц вылупятся личинки. В дальнейшем личинки развиваются в море, там оседают на дно и только через некоторое время выбираются на сушу.

Рис. 280. Вылупившаяся из яиц молодь широкопалого рака:

1 — рачки, прикрепившиеся к плеоподам матери (кроме мальков видны пустые яйцевые оболочки); *2* — малек со спинной стороны.



Развитие личинок пальмового вора дает довольно полное представление об истории формирования этого вида (табл. 63, *1—5*). Планктонные зоэа и глаукотоэ пальмового вора такие же, как у раков-отшельников. После оседания на дно, т. е. через 4—6 месяцев после вылупления из яйца, личинка пальмового вора имеет спирально изогнутое мягкое брюшко, которое она прячет в пустую раковину какого-нибудь морского брюхоногого моллюска. В это время она совершенно сходна с обычным раком-отшельником. Затем она перебирается на сушу и использует раковины наземных моллюсков, напоминая взрослые экземпляры близкого сухопутного рода Coenobita. Наконец, после очередной линьки, она оставляет раковину, в результате нескольких следующих линек ее брюшко постепенно укорачивается и подгибается под грудь, и таким образом она превращается из рака-отшельника в пальмового вора. Вероятно, так же, но в течение очень длительного времени шла эволюция этого вида и Coenobita, происшедших от морских раков-отшельников.

Закончившие превращение молодые десятиногие ведут такое же существование, как взрослые, с каждой линькой увеличиваясь в размерах. Сначала они линяют часто, потом промежутки между линьками удлиняются, и крупные особи таких видов, как омар и камчатский краб, линяют один раз в два года. Линька контролируется органами внутренней секреции, находящимися в глазных стебельках. Удаление глазных стебельков вызывает более частые линьки, так как в кровь перестает поступать тормозящий их гормон.

Перед линькой под старым панцирем формируется новый, еще мягкий, не содержащий солей кальция. Старый панцирь в процессе линьки лопается на границе между грудью и брюшком, а у крабов, кроме того, по бокам грудного отдела. Длиннохвостые десятиногие вытаскивают через образовавшуюся щель сначала переднюю, а затем заднюю части тела, крабы сначала брюшко, потом голову и грудь, ходильные ноги и, наконец, клешни. Речные раки при этом, как впервые описал еще Реомюр в 1712 г., опрокидываются на спину и начинают резко сгибать брюшко и конечности, вследствие чего и образуется щель в старом панцире. Возможно, что при вытаскивании из старого панциря тела и конечностей они механически вытягиваются и рост осуществляется непосредственно в процессе линьки. Она занимает обычно 10—30 мин, но затвердевание нового панциря требует гораздо более продолжительного времени: у камчатского краба 10 дней, у омара 20—50 дней, у мохнаторукого краба больше месяца, у краба Cancer pagurus 2—3 месяца. При этом соли кальция поступают из крови в новый панцирь и пропитывают его. Перед линькой они накапливаются либо в печени (у большинства десятиногих), либо в так называемых гастролитах — двух овальных твердых образованиях, находящихся в желудке речных раков.

До тех пор пока не затвердел новый панцирь, десятиногие остаются совершенно беззащитными. Кроме того, они не могут питаться, так как все их ротовые придатки и перетирающий пищу аппарат желудка еще мягкие. Многие десятиногие на это время забиваются под камни или в другие убежища, где они оказываются в безопасности, и там мужественно переживают тяжелый для них период жизни.

Некоторые десятиногие живут очень долго: американский омар до 50 лет, широкопалый речной рак до 20 лет, камчатский краб до 23 лет, лангуст более 15 лет, мохнаторукий краб до 6, иногда до 10 лет. Пальмовый вор длиной более 10 см имеет от роду не менее 5 лет. Продолжительность жизни креветок обычно не превышает 4 лет (Crangon crangon, Pandalus), а мелкие виды не доживают и до года.

Подавляющее большинство десятиногих обитает в области морского мелководья. Особенно богата ими фауна тропиков. Коралловые рифы населены бесчисленным множеством самых разнообразных крабов, креветок и раков-отшельников, часто очень пестро окрашенных и имеющих причудливую форму. По направлению на север и на юг от тропической зоны фауна десятиногих беднеет. В пределах умеренных широт по богатству десятиногими выделяется северная часть Тихого океана, где обитает наибольшее число родов и видов таких семейств креветок, как Crangonidae, Hippolytidae, Pandalidae, а также крабовидных отшельников Lithodidae. В Беринговом море известно 117, в Охотском 113, в Японском 82 вида десятиногих. Из северной части Тихого океана шло расселение некоторых групп десятиногих в Полярной бассейн и даже в северную часть Атлантического океана. Очень бедна десятиногими ракообразными Антарктика, откуда указано всего 8 видов.

Морские десятиногие обитают от приливо-отливной полосы до глубины 5300 м. В этом отношении они уступают многим другим отрядам ракообразных (бокоплавам, равноногим и др.), которые приспособились к жизни и на больших глубинах, вплоть до максимальных (11 км). Среди глубоководных донных десятиногих много древних родов, отсутствующих на мелководьях, но известных в ископаемом состоянии (Eryonidae, крабы Prosoponidae и Homolidae и др.). Очень характерны глубоководные планктонные креветки, принадлежащие к семействам Oplophoridae (табл. 54, *8*), Penaeidae, Sergestidae и др. Обычно они темно-красного цвета, их конечности удлинены, и многие из них обладают способностью к свечению.

У многих глубоководных Sergestidae на конечностях, вдоль боковых краев карапакса и на брюшной стороне тела располагается до 150 фотофоров. У некоторых видов часть фотофоров снабжена линзами. Среди глубоководных креветок известны виды, лишенные фотофоров, но тем не менее светящиеся. Их покровы очень тонкие, и сквозь них просвечивают участки печени, превратившиеся в органы свечения — так называемые органы Песта. Наконец, некоторые креветки, преимущественно из рода Systellaspis, выбрасывают струю светящейся жидкости и при помощи «огневой завесы» скрываются от врагов. Присутствие фотофоров, расположение и число которых для каждого вида строго постоянно, помогает в полном мраке океанических глубин самцам находить самок и всем вместе собираться в стаи.

Приливо-отливная полоса тропических морей населена очень своеобразными десятиногими, из которых наиболее характерны манящие крабы. Это мелкие (ширина карапакса 0,8—3,5 см) крабики, живущие на илистом грунте большими колониями и замечательные тем, что их самцы своей огромной клешней или обеими клешнями совершают сложные манящие движения, ритмически разводя клешни в стороны, поднимая и опуская их и располагая их перед собой. Манящие движения в деталях различны у разных видов. У видов рода Uca с узким лобным краем преобладают движения клешней в вертикальной, у видов с широким лобным краем — в горизонтальной плоскости. Приближение самки или другого самца вызывает более энергичные манящие движения. Изучение их у разных видов (с применением киносъемки и иных современных методов) указывает на многообразие биологического значения этих движений. Во-первых, таким образом самцы отпугивают других самцов, сообщая им о том, что данный участок уже занят. Во-вторых, в период спаривания манящие движения самца служат для привлечения самки. В промежутках между этими движениями самец постепенно приближается к самке, которая сначала принимает позу защиты и отступает, а затем сама начинает двигаться навстречу самцу. При этом оба партнера размыкают и смыкают пальцы своих клешней. Если какой-нибудь самец не обратит внимания на предупреждение и вторгнется на чужую территорию, между ее хозяином и пришельцем возникает ожесточенное сражение (рис. 282). Если перед самцом поставить зеркало, он бросается в бой со своим отражением, что указывает на ведущую роль зрения во всех этих явлениях. У манящих крабов рода Dotilla победитель после окончания драки исполняет триумфальный танец. Нередко драки между двумя самцами происходят из-за самки, которая в таких случаях сама удаляется и ждет исхода боя. Замечательно, что совершенно сходные повадки свойственны некоторым представителям другого семейства крабов — Grapsidae, живущим также в приливо-отливной полосе тропических морей. Сравнительное исследование манящих движений приводит к выводу о том, что они развились независимо у представителей двух разных семейств из поз защиты и нападения, причем впоследствии к первоначально исключительно агрессивному их назначению добавилось сексуальное.

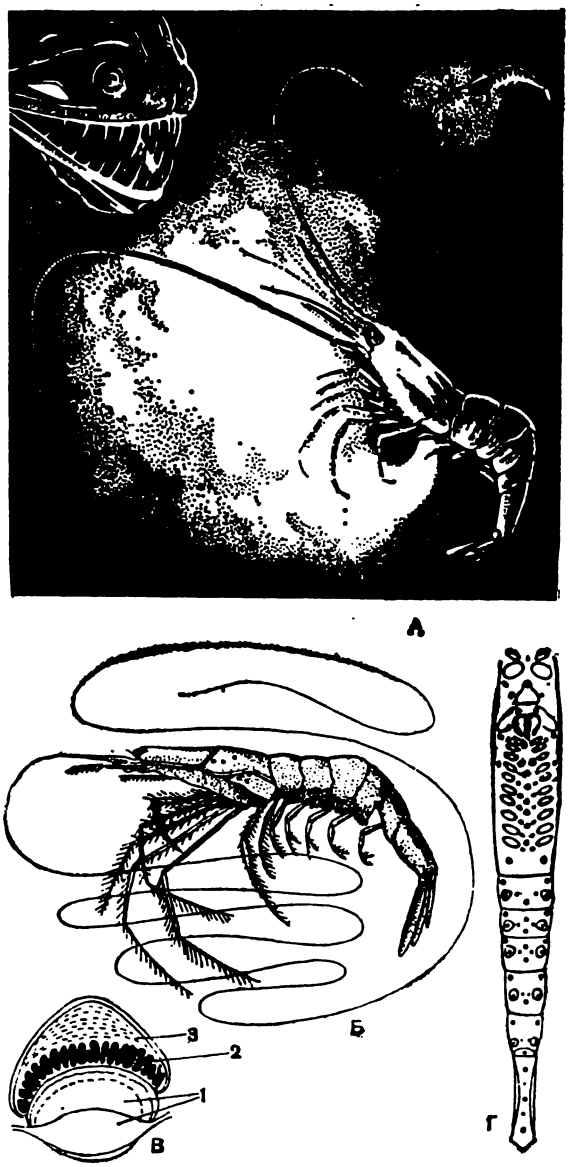


Рис. 281. Глубоководные светящиеся креветки:
А — Systellaspis, спасающийся от рыбы; *Б* — Sergestes corniculum; *В* — фотофор Sergestes; *Г* — схема расположения фотофоров на брюшной стороне; *1* — линза; *2* — светящиеся клетки; *3* — рефлектор.

Некоторые морские десятиногие могут переносить значительное опреснение; среди них есть виды, обитающие преимущественно в опресненных участках моря и способные заходить в совершенно пресную воду. Таковы, например, мохнаторукие крабы рода Eriocheir. Один из них — E. japo-

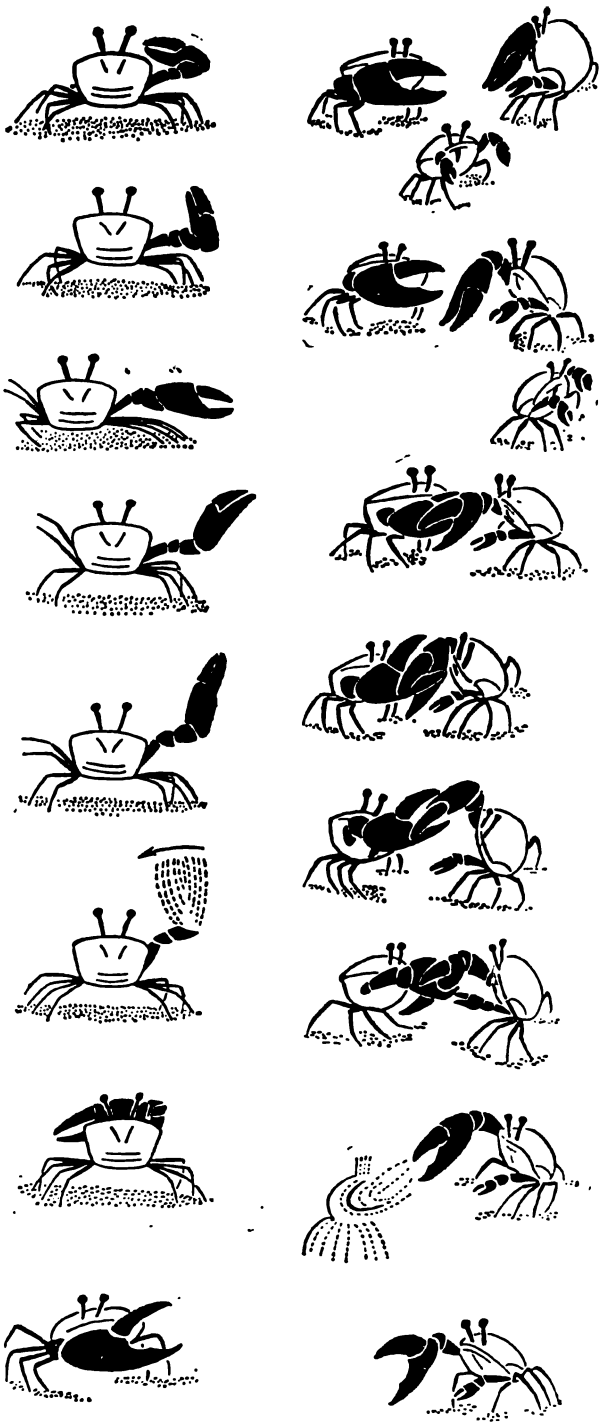


Рис. 282. Поведение манящих крабов:
слева — манящие движения самца Uca annulipes; справа — драка между двумя самцами Uca marionis из-за самки (схематизированные кадры кинофильма, снятого со скоростью 16 кадров в секунду).

nicus — живет перед устьями рек от Амурского лимана до Гонконга и Тайваня, а также Северо-Восточного Сахалина, другой — E. sinensis — в таких же условиях в Китае. Китайский мохнаторукий краб в балластных цистернах судов был случайно перевезен около 1912 г. в бассейн Эльбы. Оттуда он начал быстро расселяться вдоль западных берегов Европы и сейчас многочислен во многих реках и их устьевых частях в ФРГ, ГДР, Бельгии, Нидерландах, Франции, Дании, Швеции и Финляндии; он разрушает своими норами плотины, рвет рыболовные сети и портит пойманную в них рыбу. Другой солоноватоводный крабик — Rhithropanopeus hartisi — таким же образом попал из предустьевых пространств американских рек в Нидерланды, а затем проник в Балтийское, Азовское и Каспийское моря, где сильно размножился и используется в пищу рыбами.

В пресных водах обитает сравнительно немного видов десятиногих. Среди них широко известны речные раки, принадлежащие к трем семействам — Astacidae, Parastacidae и Austrastacidae. Astacidae живут в умеренной и отчасти южной полосе северного полушария, Parastacidae — в умеренной полосе южного полушария — в Южной Америке, Австралии, а также на острове Мадагаскар, Austrastacidae — только в южной части Австралии. Почти на всем протяжении тропиков речных раков нет. В пределах СССР речные раки представлены двумя родами — Astacus и Cambaroides. Род Astacus занимает почти всю Европу и западную часть Азии, род Cambaroides — бассейн Амура, северную Японию, Корею и Сахалин.

Наиболее широко распространены и имеют довольно важное промысловое значение два наших вида речных раков — *широкопалый* (A. astacus) и *узкопалый* (A. leptodactylus). Широкопалый рак живет главным образом в водоемах, относящихся к бассейну Балтийского моря; он обычен в Латвии, Литве, Эстонии, в Ленинградской области, в некоторых районах Украины и Белоруссии. Область распространения узкопалого рака гораздо шире и охватывает водоемы бассейнов Каспийского, Черного и Азовского морей, Каспийское и Азовское моря, а также реки и озера Западной Сибири.

Широкопалый и узкопалый раки совместно не встречаются, и их ареалы не перекрывают друг друга. В прошлом веке узкопалый рак начал расселяться вверх по бассейну Волги, вытесняя широкопалого. Известны многочисленные случаи посадок раколовами узкопалого рака в озера, населенные широкопалым. Проходит 10—20 лет, и широкопалый рак исчезает, полностью замещаясь узкопалым.

Оба вида сходны по своей биологии. Они живут в воде со сравнительно высоким содержанием кислорода и минеральных солей, питаются преимущественно растительной пищей, имеющейся обычно в избытке. Узкопалый рак несколько более плодовит и более вынослив по отношению к химизму воды и ее кислородному режиму. Однако это еще не объясняет, каким образом он неизменно вытесняет широкопалого. Не удалось полу-

чить ответ на этот вопрос и при совместном содержании обоих видов в бассейнах. Время от времени раки дрались, но драки между особями разных видов происходили не чаще, чем между особями одного вида.

В Литве, где встречаются и широкопалый и узкопалый раки, удалось заметить, что на стыке их ареалов обитают особи, по своим признакам занимающие промежуточное положение между обоими видами. Я. М. Цукерзис считает их гибридами и допускает возможность постепенного исчезновения признаков того или иного вида у потомков этих гибридов. В искусственных условиях удалось скрестить между собой оба вида и получить гибридную молодь, но она не доросла до взрослого состояния. Следует при этом иметь в виду, что узкопалый и широкопалый раки различаются не только по форме клешней, рострума, вооружению карапакса и т. д., но и по числу хромосом: у узкопалого рака их 184, а у широкопалого около 100. Для растений давно известно, что полиплоиды характеризуются повышенной жизнеспособностью, плодовитостью и другими преимуществами; по-видимому, это подтверждается и на примере речных раков.

На численность и распространение речных раков большое влияние оказали их болезни, в первую очередь, рачья чума. В 1870 г. она появилась во Франции, затем продвинулась восточнее, а в 1890 г. проникла в западную часть России. К 1898 г. эпизоотия рачьей чумы захватила всю Россию, включая Западную Сибирь. Во многих местах раки вымерли поголовно и исчезли, в других их запасы постепенно начали восстанавливаться. Но в 1919—1920 гг. возникла новая вспышка рачьей чумы, опять уничтожившая огромное количество раков.

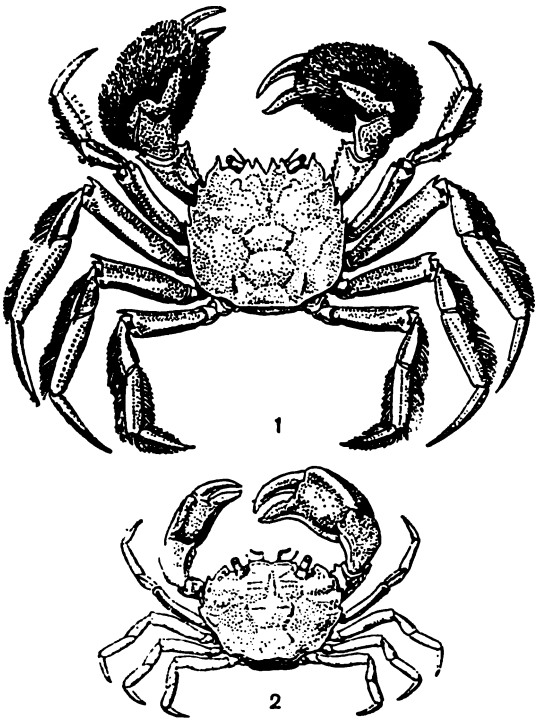
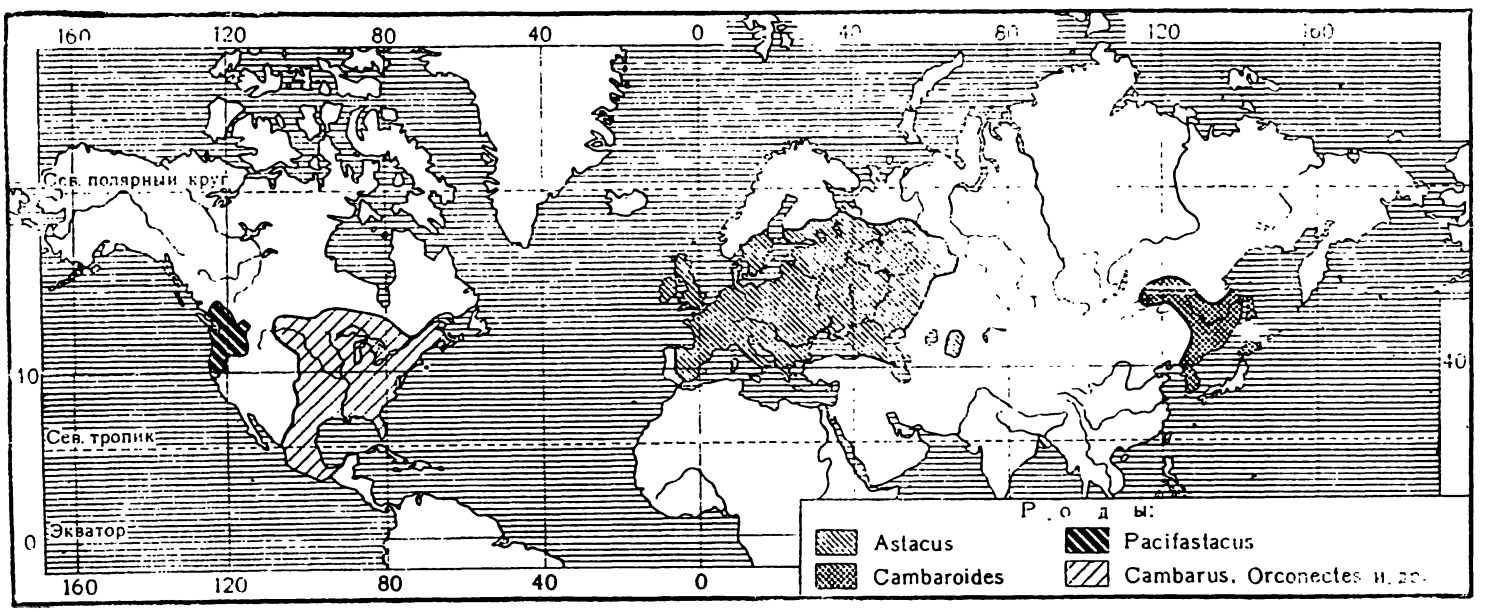


Рис. 283. Крабы-переселенцы:
1 — китайский мохнаторукий краб Eriocheir sinensis; *2* — Rhithropanopeus harrisi.

Заболевшие животные ходят на выпрямленных ногах, выползают из нор днем, чего здоровые раки никогда не делают, через некоторое время у них начинаются судороги, и в течение недели раки погибают. Возбудителем болезни служит грибок

Рис. 284. Распространение речных раков в северном полушарии.



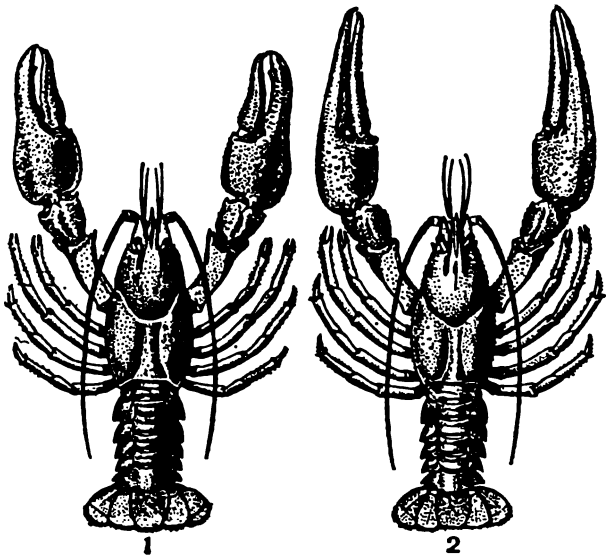


Рис. 285. Речные раки:
1 — широкопалый рак (Astacus astacus); *2* — узкопалый рак (A. leptodactylus).

Aphanomyces astaci, развивающийся в покровах и в центральной нервной системе больных раков. Болезнь распространяется посредством ооспор этого грибка.

В пресных водах тропиков взамен отсутствующих там речных раков водится много различных крабов и креветок. К пресным водам целиком приурочено богатое видами семейство крабов Potamonidae, включающее около 20 родов и более 200 видов. Некоторые виды этого семейства встречаются даже в высокогорных водоемах (до 2100 м над уровнем моря в Индии). В Советском Союзе обитает 11 видов этого семейства. Они обычны у нас в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. В сырых лесах Закавказья они встречаются во влажной земле, в которой роют норы. Среди креветок есть также одно целиком пресноводное семейство — Atyidae, характеризующееся присутствием пучков щетинок на пальцах клешней, при помощи которых рачки захватывают грунт. Географическое распространение этого семейства, а также его морфологические особенности указывают на его глубокую геологическую древность. В бассейне Амура водится два вида атиид, представляющих вместе со многими рыбами и моллюсками тропический элемент в амурской фауне. Еще одна креветка из этого семейства — Troglocaris anophthalmus (табл. 54, *12*) — живет в пещерных водоемах Закавказья. Кроме этих двух семейств, в тропических пресных водах обитают виды крабов и креветок, относящиеся к преимущественно морским родам.

Особый интерес представляют пещерные десятиногие. Известно около 20 слепых пещерных видов Atyidae и 10 видов Palaemonidae, разбросанных по различным континентам и островам. В пещерах США живет 18 видов слепых речных раков, а в Мексике, на Новой Гвинее и острове Калимантан — пещерные крабы семейств Potamonidae и Gecarcinidae. Наиболее удивительным следует считать существование представителя рода Munidopsis (сем. Galatheidae) в солоноватом подземном озере на одном из Канарских островов; все остальные многочисленные виды этого рода обитают на больших океанических глубинах. Очевидно, и они и подземный M. polymorpha некогда произошли от вымерших мелководных морских предков и дожили до наших дней в подземных и глубинных водах, как в убежищах, сохранивших много различных остатков древних фаун. Другой загадкой остается разорванный ареал примитивных креветок рода Procaris, обитающих в лужах с морской водой: один вид найден на острове Вознесения в Атлантическом океане, другой — на одном из островов Гавайского архипелага в Тихом океане.

Десятиногие используются в пищу людьми и интенсивно добываются почти во всех странах. В СССР особенно большое экономическое значение имеет промысел *камчатского краба* (Paralithodes camtschatica), из мускулов ног которого делают консервы. Он принадлежит к семейству Lithodidae, т. е. крабовидных раков-отшельников, и населяет Японское, Охотское и Берингово моря.

Ширина карапакса самцов этого вида в среднем 16 см, а у некоторых экземпляров достигает 25 см. Расстояние между концами средних ходильных ног таких крупных особей — $1^1/_2$ м, а масса их тела — 7 кг. Самки значительно мельче (ширина карапакса до 16 см), и их использование для изготовления консервов нецелесообразно.

Всю свою долгую жизнь камчатские крабы проводят в странствованиях, причем каждый год повторяют один и тот же маршрут. Их миграции в значительной степени зависят от колебаний температуры. Для самцов наиболее благоприятна температура между 2 и 7 °С, хотя они выдерживают некоторое время и колебания от —2 до +18 °С. Оптимальная температура для самок несколько выше. Если температура повышается или понижается за пределы оптимальной, крабы перемещаются в районы, более подходящие для них по тепловому режиму. Другой причиной миграций служит размещение кормовых животных: крабы кочуют в поисках пищи, пригодной для той или иной фазы их жизненного цикла.

Наибольшие скопления крабов сосредоточены у западной Камчатки, где в основном и ведется их промысел. Здесь крабы проводят зиму вдали от берегов, на значительной глубине 110—200 м, куда зимнее охлаждение еще не успевает распространиться и где господствует низкая положительная температура. Весной начинается прогрев

воды на мелководьях, а охлаждение достигает мест зимовки крабов. Это и заставляет крабов начинать переселение с больших глубин к берегам.

Скорость передвижения крабов невелика. За сутки они проходят по прямой не более 5—7 миль. При этом разные особи двигаются в разных направлениях, и все стадо в целом обычно перемещается за сутки всего на 1—2 мили. Каждое стадо кочует в довольно ограниченном районе, площадь которого составляет у Камчатки около 100, а в Приморье около 40 кв. миль. У охотоморских берегов Камчатки различаются 4 таких района и соответственно 4 стада, из которых наиболее многочисленно северное, приуроченное к Хайрюзовскому району.

С мест зимовки к берегам крабы двигаются отдельными косяками — крупные самцы отдельно от самок и молоди. Самки несут на своих брюшных ножках яйца, содержащие уже вполне сформировавшихся личинок. По дороге на мелководья личинки выходят из яиц, а самки продолжают свой путь.

Приблизительно через месяц после начала миграции косяки самцов и самок встречаются на мелководьях (5—30 м), где температура воды в это время достигает 2—4 °С, и перемешиваются. Самцы располагаются перед самками и держатся своими клешнями за их клешни, принимая «положение рукопожатия». Оно длится от 3 до 7 суток. Затем самцы помогают самкам слинять, стаскивая с них загрязненный старый панцирь, после чего происходит спаривание. Самец отбрасывает старый панцирь и прикрепляет к основаниям третьей пары ходильных ног только что слинявшей самки сперматофор — лентовидную массу спермы, покрытую нерастворимой в воде оболочкой, после чего оба партнера расходятся.

Через несколько часов, а иногда и дней после спаривания самка откладывает на свои брюшные ножки икру, которая при этом оплодотворяется и которую самка носит до следующей весны, т. е. приблизительно $11^1/_2$ месяцев.

После спаривания косяки самцов и самок опять мигрируют раздельно. Если весеннюю миграцию можно назвать нерестовой, то летние должны считаться кормовыми. Перед ними самцы линяют, но, в отличие от самок, в одиночестве, среди каменистых россыпей, обычно против далеко выдающихся в море мысов.

Со второй половины июля и до конца сентября у берегов Камчатки и с конца мая—начала июня до ноября в заливе Петра Великого крабы совершают миграции, переходя с одного кормового поля на другое. Самцы держатся глубины 20—60 м и температуры 2—7 °С. Самки перемещаются несколько ближе к берегам. Осенью прибрежные воды начинают охлаждаться, и крабы отступают от берегов, пока не достигнут мест зимовки. Следующей весной все повторяется сначала.

Вышедшая из яйца первая личинка — пр тозоэа — линяет через несколько минут после вылупления и превращается в зоэа, которая живет в толще воды около 2 месяцев, линяет 4 раза и переходит в глаукотоэ. Глаукотоэ оседает на дно и в течение 20 дней ползает в зарослях водоросли анфельции, среди гидроидов и т. п. Глаукотоэ уже имеет все конечности взрослого краба.

После линьки она превращается в молодого краба — малька, вполне сходного со взрослыми, но имеющего относительно более длинные шипы на панцире. Ширина его тела 2 мм. Малек живет так же и в таких же условиях, как глаукотоэ, и несколько раз линяет. Только через 3 года он покидает заросли водорослей и гидроидов и переходит на участки песчаного грунта. К 6—7 годам, достигнув ширины панциря около 7 см, молодые крабы начинают собираться в косяки и мигрировать.

Самки растут несколько медленнее, чем самцы, но зато раньше достигают половозрелости. Уже на восьмом году жизни они начинают откладывать икру, а самцы становятся половозрелыми только в возрасте 10 лет. В это время они достигают ширины панциря 12,5 см и годятся для изготовления консервов.

Вследствие позднего наступления половозрелости и медленного роста камчатского краба его запасы, подорванные интенсивным промыслом, восстанавливаются с большим трудом. Из огромного количества ежегодно рождающихся личинок до взрослого состояния доживают очень немногие. Остальные становятся жертвами различных хищников или уносятся течениями. Заросли, подходящие для оседания личинок, есть только в Хайрюзовском районе охотоморского побережья Камчатки. Отсюда молодь краба заселяет более южные участки. Однако в годы с пониженной температурой воды на мелководьях такая миграция невозможна, и южные стада камчатского краба совсем не получают пополнения (рис. 286).

В 30-е гг. было сделано предложение об акклиматизации камчатского краба в Баренцевом море. В настоящее время есть сторонники и противники этой идеи. Методика перевозки крабов и их личинок с Дальнего Востока разработана, перевозка осуществлена, и сейчас ведутся наблюдения в аквариальных и естественных условиях над поведением камчатского краба в новом для него водоеме.

Краба ловят ставными сетями, которые стремятся поставить так, чтобы перегородить основные пути миграции. Небольшие суда привозят сети с пойманными крабами на краболов, где производят выпутку крабов, отрывают у них ноги и клешни, варят их, рубят, вытряхивают мясо и изготовляют из него консервы. Помимо камчатского краба, в наших дальневосточных морях в меньшем количестве добывают креветок из рода

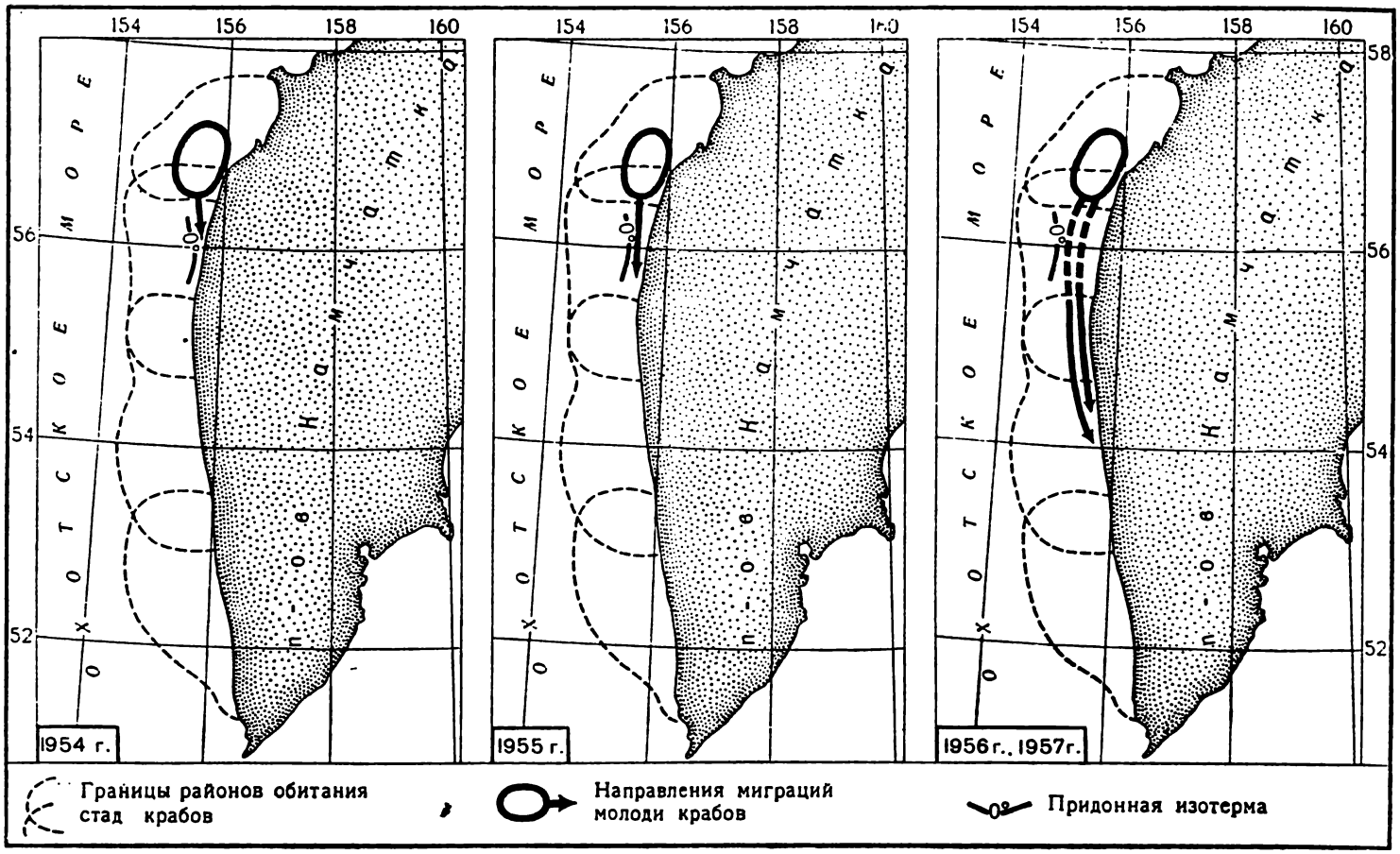


Рис. 286. Расселение молоди камчатского краба вдоль западного берега Камчатки в различные годы.

Pandalus. В пресных водах, преимущественно на Украине, ведется промысловый лов речных раков.

За рубежом добывают много различных десятиногих, из которых на первом месте стоят креветки. В 1962 г. их было поймано 700 тыс. т, причем особенно развит этот промысел в Китае, США, Индии, Японии. Наибольшее значение в уловах имеют семейства Penaeidae, Pandalidae и Crangonidae. В некоторых странах Южной и Юго-Восточной Азии ведется искусственное разведение креветок, преимущественно пенеид. Прибрежные низменные пространства при помощи дамб превращают в цепь прудов, соединяющихся каналом с морем. В прилив вода заливает пруды и остается там благодаря тому, что шлюзы во время отлива закрывают. В такие пруды креветки заходят сами, или туда выпускают пойманных в море личинок. Креветок подкармливают рисовыми отрубями. При таком ведении хозяйства удается получать до 500 кг креветок с гектара.

Меньшее значение имеет промысел настоящих крабов, особенно развитый в США. Их продают свежезамороженными, вареными и в виде консервов, причем высоко ценятся недавно слинявшие особи. Из других десятиногих считаются деликатесом лангусты и омары. Запасы европейского омара подорваны промыслом, и Канада экспортирует в Европу довольно значительное количество американских омаров. Для восстановления запасов омара производится его разведение в специальных садках.

Наша страна использует десятиногих еще совершенно недостаточно. Нет сомнения в том, что в будущем их промысел у нас значительно возрастет.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

(Звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки; полужирным шрифтом — цветные или тоновые таблицы с изображением данного животного; в скобках — синонимы.)

Абтаус Филиппа 191, 272
Абра овальная 144
Абралии 141
Абралиопсисы 141, 208
Абры 103
Азелус 304
Акантастер — см. «Терновый венец»
Акантастериды 213
Акантогаммарус Годлиевского 304
Акантокардиум 102 *
Аксельбекия 304
Актеон 44, 44 *
Актеоны 44
Аллотеутисы 138
Альфеус(ы) 304, 401, 401 *
Аммонит 126 *
Аммониты 125, 127
Ампелиска 304
Ампулярииды 29
Ампулярия 30 *
Амфиболиды 61
Амфиофиуры 229
Амфитретиды 134
Амфитретус 134
Амфиура Степанова 227
Амфиуриды 227
Ангария 24
Ангулюс(ы) 103, 144
Анзеропода 212
Аномальносвязочные 96
Аномииды 96
Аномиины 92, 96
Аномия гигантская 96, 144
— шиповатая 144
Антарктурус ультраабиссальный 304
Антедон 168
— адриатический 169
— средиземноморский 169
Антедониды 168
Антиопелла гребенчатая 144
Аппендикулярии 256, 258, 266, 267 *
Арбациниды 195
Аргонавт 125, 134, 134 *, 135 *
Арка вздутая 144
— полосатая 176
— холодноводная 144
Арки 85
Арктика исландская 144
Арктициды 103
Артемия 297
Артикуляты 148
Архастериды 212
Архастеры 212
Архитеутисы (кальмары гигантские) 142
Астарта 66 *
— атлантическая 144
— зубчатая 98, 144
— Монтаги 144
— овальная 144
— Ролланда 144
— северная 98, 144
Астартиды 97
Астериас 215
— красный 208, 215, 240
Астериниды 215
Астеринииды 212
Астерозои 146, 148, 162, 200
Астероникс 225
Астеронихиды 225
Астерошематиды 226
Астроклес 272
Астрометис 219, 240
Астропектен золотистый 211
Астропектены 211
Астрохламис 226
Асцидии 256, 258, 259 *, 272
— простые (одиночные) 258, 272
— сложные (колониальные) 258, 261, 262 *, 272
Атеканефрии 238, 239
Атланта 32, 32 *
Ателостоматы 198, 199
Аторакофориды 58
Атрины 91
Аулодонты 194
Аулякоцериды 127
Афренуляты (безуздечковые) 238, 241
Ахатина 57
Ацера (улитка-шарик) 44, 45 *
Ацериды 44

Байкалии(я) 29, 30 *
Баланоглосс 245, 246 *
Балянус 304
Банкии 109
Банкия 109, 109 *
Батикринус 166
— Карпентера 167
Батикринусы 166
Батиномус гигантский 304
Батиспинула клювовидная 176
Батиспинулы 81
Батотаума 208
Безголовые (двустворчатые, пластинчатожаберные, топороногие) 5, 65
Беззубка 68, 69 *, 71 *, 78 *
— Вуда 84
— европейская 84
— утиная 84
Беззубки 83, 84
— ложные 84
Безуздечковые — см. Афренуляты
Белемнит 127 *
Белемниты 127
Бентопектиниды 211
Бертелиии 51
Бертелиния 51 *
Бесполостные 46
Бесчерепные 257
Бианколина 304
Битинии 28
Битиния 27*
Битотрефес 272, 309
Бластоидеи 148
Бокоплавы (ракообразные разноногие) 295*, 304, 377, 377 *, 379 *
Болитена 133
Болитениды 134
Босмина 272, 311
Ботриллюс бугорчатый 272
Ботриоцидароиды 148
Ботула калифорнийская 90
Бочоночник 272
Бочоночники (долиолиды) 258, 264, 275, 277 *
Брандтия 304
Бризингиды 215, 272
Букциниды (трубачи) 39, 40 *
Букцинум(ы) 39, 42
Бусикон 21

Вальватиды 29, 212
Вампироморфы 129, 137
Вашеллиды 180

Венерида сунетта 176
Венериды 100, 104
Венерины 103
Венерупис морщинистый 144
Венеруписы 105
Венус-петушок 105, 144
Верметиды (улитки червеобразные) 30
Верметусы 31
Веррука(и) 304, 335
Вертикордииды 111
Веслоногие паразитические 316
Верша — см. Трития
Внутрираковинные (двужаберные) 127, 129
Водяная блоха 272
«Водяной ослик» 304
Волчки (трохиды) 24

Галиотис (морское ушко) 22
Галитеутисы 141
Гапломезус замечательный 304
Гарпактициды 322, 323 *
Гастрана хрупкая 103, 144
Гастрохена 108 *
Гелиастериды 220
Гелиастеры 220
Геликоплакоидеи 148
Гелиометра холодноводная 169, 208
Гелициды 60
Гелициниды 25
Гемикардии 101
Гетеротеутис 124
Гетероцентротус 208
Гефиротурииды 184
Гнателла 108 *
— арктическая 98, 176
Гнателлиды 98
Гиббула 24
Гидробииды 27
Гидробия 27 *
Гимносоматы 51
Гипполите 304
Гиппопусы 100
Глеба 50 *, 51
Глифокрангон 304
Глицимерис белополосый 144
— обыкновенный 144
Глоссиды 104
Глоссусы 104
Гнатия зубчатая 304
Гнатостоматы 198
«Голова горгоны» 208, 222, 228
Головоногие 5, 114
Голожаберные — см. Моллюски голожаберные
Голопедиум 272
Голотурии (морские огурцы, морские кубышки) 148, 149, 171, 208, 240, 272
— безногие 175, 186
— боконогие 175, 184, 186
— бочонкообразные 175, 186
— древовиднощупальцевые 175, 240
— листоносные 179
— настоящие 181
— пелагические 185
— фантастические 184
— чешуйчатые 179
— щитовиднощупальцевые 175, 180, 240
Голотурия жесткая 180, 272
— песчаная 181, 208
— урнообразная 179
— цепляющаяся 187
— черная 182, 208
— чешуйчатая 179, 240
— — створчатая 180
— шероховатая 181, 208
Гомалозои 146
Гомоиостелии 146
Гомостелии 146
Гониастериды 213
Гониопектиниды 211
Гоплокариды 349
Горгоноцефал североатлантический 225
Горгоноцефалиды 225
Горошинка речная 98 *
Горошинки (шаровки) 98, 99
Граптолиты 246, 255
Гребенчатка(и) 84
— складчатая 84, 84 *
Гребень королевский 176
Гребешки 92
Гребешок беринговоморский 54
— большой 94, 144
— гренландский 94, 144
— исландский 94, 176
— Магеллана 94
— приморский 67, 93 *, 94, 144, 176
— Свифта 94, 176
— св. Якова 94
— тигровый 144
— Фаррера японский 94, 144
— холодноводный 144
— чешуйчатый 94, 144
— японский 176
Грубия 304
Гульдия маленькая 144

Дактилохиротиды 175, 180
Дафния 272, 304, 305, 306 *, 310 *
— обыкновенная 311
— планктонная 311
Двужаберные 129
Двустворчатые (безголовые, пластинчатожаберные, топороногие) 5, 65, 66 *, 67 *, 80
Дейматиды 185
Декаподы 388
Декзамине колючая 304
Дендронотус 144
Денталиум (морской зуб) 113
Диадематоцен 193, 194
Диафанозома 272
Дидакна 66 *
Диплопориты 148
Дозидикус 141
Дозиния японская 144
Долабеллы 45
Донакс 67 *
— исчерченный 99, 176
Донаксы 99
Донациды 99
Доридиды 47
Дориппе 368
Дорисы 47
Древоточцы (корабельные черви, терединиды) 108, 110
Дрейссена бугская 106
— каспийская 106, 106 *
— клювовидная 106 *
— речная 106, 106 *
Дрейссениды 106
Дрейссены 106, 106 *
Дромия обыкновенная 304

«Епископская шапка» 42

Жабродышащие 288, 292, 293
Жаброноги 296, 296 *, 297 *
Жемчужница речная европейская 82, 82 *
Жемчужницы пресноводные 82
Живородка 16 *
— уссурийская 28
Живородки 28

Звездоофиуры 229
Зибоглиниды 239
Зирфея Пилсбри 109, 176
— шероховатая 67, 108, 176
Змеехвостка 226 *
— колючая 208, 228, 240
Змеехвостки — см. Офиуры
«Зонтик» — см. Улитка-зонтик
Зоофиты 146
Зороастериды 214
Зорокаллиды 209, 214

Ибакус ресничный 304
Иглобок 11
Иглокожие 146, 208, 240, 272
— ископаемые 147 *
— свободноживущие 146
— стебельчатые 146, 162

Идиосепииды 130
Изокриниды 166
Изометра живородящая 169
Инсилотуриниды 180
Ишнохитон 10

Йольдия 66 *, 79
— косоисчерченная 144
— северная 144

Каволиния 50
Кадлина 144
Кайманостелла 220
Каланиды 316
Каланус красный 319
Калаппа 304
Калигиды 326
Калиптогена великолепная 272
Калиптогены 112
Калиптреиды 30
Калиптрея китайская 30
Каллианасса 304
Каллиста тихоокеанская 105, 144
Калокалянус 304
— оперенный 304
Кальмар антарктический 141
— Бартрама 139
— -вампир адский 137
— гигантский 142
— короткоперый 139
— крылатый 139
— крылорукий 139
— летающий 139
— -птица 139
— -ромб 140
— -стрелка северный 139
— — южный 139
— тихоокеанский 139
— тодародес 176
— «чудесная лампа» 124, 208
Кальмары 129, 137, 140 *, 176
— гигантские — см. Архитеутисы
— настоящие 139
— неритические (закрытоглазые) 138
— океанические 138, 139
Калянус 304
Камнеточец-петрикола 144
— -фолас 108, 176
Камптостроматоидеи 148
Камптоцеркус 272
Канцер 304
Капрелла 304, 368
Капулиды 30
Каракатица 115 *
Каракатицы 129, 176
— настоящие 129
Кардииды (сердцевидки) 101
Кардиомииды 111
Кардиомия Гулда 176
Кардита флоридская 176
Кардитиды 100
Кардиты 100
Каринарии 32
Каринарииды 32
Карповые вши (карпоеды) 327
Карпоеды (карповые вши) 327, 328 *
Каспиэвадне 272
Кассидарии 35
Кассиды — см. Улитки шлемовидные
Катушка роговидная 64, 64 *
Катушки 63
Каудиниды 186
Киленогие 31
Китовые вши 377, 382
Кишечнодышащие 245, 246 *
Кишечнополостные 246
Клаватор 60 *
Клешненосные ослики 359
Клещи 288
Колохирус желтый 177, 208
— четырехугольный 177, 240
Комантус японский 170
Комастериды 169
Коматулиды 166, 167
Конгерии 106
Кониды 42
Конус 80
— географический 80
— мраморный 80
— -омария 80
— текстильный 42 *, 80
Конусы 42
Конходерма 304
Конхостраки 303
Копилия 304
Кораллиофиллы 80
Корбикула 104
— амурская 176
— речная восточная 104
— — западная 104
Корбикулиды 104
Корбикулы 104
Корифелла 144
— бугорчатая 144
Корицеус 304
Коркулюм 101
— сердцевидный 144
Корнеголовые 339
«Королевский гребень» 104
Корофииды 380
Краб 389
— -горошинка 304
— водорослевый 304, 368
— каменный 368
— камчатский 368 *, 396 *, 404, 406, 410
— колючий 368
— манящий 397 *
— мохнаторукий 396, 404, 405, 409 *
— овальный 368
— -плавунец 402, 404
— — голубой 304
— -привидение 393, 396 *
— -стригун 304
— стыдливый 368
— «травяной» 368
Крабы 304, 389
— -горошинки 398
— манящие 391, 396, 407, 408 *
— мохнаторукие 407
— -плавунцы 391, 392
— -привидения 395
— «стыдливые» 398
Кракены 142
Кранхииды 141
Кранхия 208
Креветка(и) 304, 368, 389, 389 *, 407
— -чистильщик 304
Крепидула (морская сандалия) 30
Криптолепас 304
Криптонатика (улитка пупочная) 33, 35 *
Криптоплакс 9
Криптоплациды 11
Криптохитон 9
— Стеллера 11
Кровянка оливковая 103, 144
Кроссастер 214, 240
Крыложаберные 246, 252, 252 *
Крылоногие 49
Ксенобалянус 304
Ксенофоры 31
Ксилоплакс 220
Ксилофага 109, 109 *
Ксилофаги 109
Ктеноцистоидеи 146
Кукумария — см. Морской огурец японский
— -«обманщица» 240
Кульцита новогвинейская 202, 208, 212, 240
Куспидарии 112
Куспидарииды 112
Куспидария 66 *, 112 *
— арктическая 176
Куфус 110

Ламеллибрахииды 241
Ламеллисабеллиды 239
Ламеллярииды 34
Лампсилиды 84
Лангуст(ы) 368, 389, 412
Ланцеолярии 83
Ланцеолярия цилиндрическая 83 *, 84
Ланцетник 257

Леббеус 304
— гренландский 304
Легочные (пульмонаты) 52
Лепидоцентроиды 148, 193
Лептодора 272, 309
Лептометра 169
Лептонида 100 *
Лептониды 100
Лептосинапта маленькая 187
Летмогониды 185
Леукотоэ Рихарда 304
Лизианасса 304
Лима зияющая 95
— северная белая 95, 144
— шероховатая 176
Лимапонция 51
Лимариниды 95
Лиматула 87 *
Лимнокардииды 101
Лимнория 370 *
Лимопсис 144
Линкия 208, 212, 240
Лионзиелла глубоководная 176
Лионзииды 96
Лионзия песчаная 176
Лиоцима изменчивая 144
Лиреидус 304
Литофага (камнеточец) 90
— обыкновенная 90, 144
Литторины 21, 26
Личиночнохордовые (оболочники, туникаты) 256
Ловениды 199
Локсехинус белый 197
Лолигиниды 138
Лолиго европейский 138
— обыкновенный 138, 138 *
Лопатоногие 5, 113, 113 *
Лоттия гигантская 24
Лужанка 28, 28 *
Луидия(и) 208, 209
Лучистые 146
Люцинида тигровая 99, 176
Люцииды 97, 99
Лямбрус 304

Майя 304
Макома 67 *, 103
— балтийская 103, 144
— известковая 103, 144
Макомы 103
Макротрикс 272
Максиллоподы 314
Мактра овальная 107, 176
— полосатая 107, 176
— прибойная 107
— сахалинская (ракушка белая) 107
— шизотерус 176
Мактриды 106
«Маленькая точка» 58
Маллециниды 78
Маллеция 78
Мариметриды 170
Мегайольдии 79
Мегайольдия широкая 144
Мегалуропус 304
Мезидотея 304
Мезогастроподы 25
Мезонихотеутисы 141
Меланелла пещерная 36 *, 37
Меланеллиды 37
Меланеллы 37
Меланииды 29
Мелибе 48
Мерценария 105
— Стимпсона 105, 144
Мечехвосты 288, 292
Мешкоязычные 51
Мидии 67, 86, 87 *, 88 *
Мидия Грэя 89, 144
— зеленая 176
— средиземноморско-черноморская 88 *, 89
— съедобная 88 *, 89, 144, 176
Мизиды 352, 353 *
Мизомения 13 *
Мииды 107
Мишны 105
Микадотрохус Бейриха 80
Микрохарон 304
Миллерикриниды 166
Мириотрохиды 187
Мистакокариды 329
Митилеины 90
Митилиды 85, 86
Митилястер вытянутый 90, 106, 144
Митилястеры 90
Митриды 42
Мия 107
— обыкновенная (песчаная) 107, 176
— усеченная 107, 144
Модиола 86, 87 *
— адриатическая 144
— обыкновенная 89, 144
— фасолевидная 89, 144
Модиолы 89
Моина 272
Мокрицы 288, 290, 366, 369, 376
Моллюски (мягкотелые) 5, 176
— бесполостные 46
— бороздчатобрюхие (беспанцирные) 5, 12, 13 *, 80
— брюхоногие (улитки) 5, 14, 80
— внутрираковинные (двужаберные) 127, 129
— головоногие 114, 176, 208
— голожаберные 47, 47 *, 144
— двустворчатые (пластинчатожаберные) 5, 65, 144, 176, 272
— заднежаберные 43, 47 *, 80
— киленогие 31
— крылоногие 49
— легочные (пульмонаты) 52
— лопатоногие 113
— мешкоязычные 51
— наружнораковинные (четырехжаберные) 127
— панцирные 5, 9, 80
— первичножаберные 66, 78, 79 *, 144
— перегородчатожаберные 78, 111, 112 *, 176
— переднежаберные 20
— пластинчатожаберные 78, 79 *, 81
— покрытожаберные 44
— сидячеглазые 61
— стебельчатоглазые 53, 60 *
— стеноглоссные 38
— четырехжаберные 127
Мольпадииды 186
Мольпадия мускулистая 186, 240
Моноплакофоры 5, 14
Монтакутиды 100
Морская жемчужница (пинктада) 176
— звезда 149 *, 201 *, 272
— — кровяная 213
— козочка 304, 368
— леечка 97
— лилия 240
— маргаритка 221, 221 *
— пальма 166
— сандалия — см. Крепидула
— уточка 304, 334 *, 335 *
Морские «блохи» 377, 383
— блюдечки 22, 219
— гребешки 87 *, 92
— ежи 148, 149, 171, 188, 189 *, 208, 240, 272
— — диадемовые 195
— — кожистые 193
— — копьевиднозубые 194, 195
— — копьеносные 193, 194
— — неправильные 193, 198
— — плоские 198
— — правильные 193, 240
— — сводчатозубые 194, 196
— — сердцевидные 199
— желуди 304, 334
— зайцы 45
— звезды 148, 149, 200, 208, 240
— — гребенчатые 211
— — игольчатые 209, 213
— — паксиллоносные 209, 210
— — педицеллариевые 209, 215
— — плоские 209
— — спинномышечные 209, 211

— — шаровидные 209, 211
— — явнопластинчатые 209
— козочки 378, 379
— кубышки (голотурии, морские огурцы) 149, 171
— леечки 97
— лилии 148, 149, 162, 164 *, 165 *, 208, 272
— — бесстебельчатые 161, 166, 168 *, 208, 272
— — стебельчатые 161, 166, 167*
— — членистые 166
— ложечки 96
— молоточки 92
— огурцы 175
— сверлильщики (фоладины) 108
— стрелки (щетинкочелюстные, хетогнаты) 242, 243 *
— уточки 334
— ушки 21
— финики (камнеточцы) 90
— черенки 105
Морское блюдечко 18
— сверло 108 *
— сердце 104, 104 *
— ушко 18, 21, 80
Морской ангелок 50 *, 51, 208
— еж береговой 196
— — кожистый жгучий 193
— — копьеносный обыкновенный 194
— — мягкий 193 *
— — обыкновенный плоский 199
— — сердцевидный настоящий 199
— — — пурпурный 200
— — скальный 197
— — съедобный 196
— — черный 195
— — яйцевидный 200, 272
— желудь 304, 335, 335 *
— заяц 45, 45 *
— зуб 21, 113, 113 *
— — слоновый 113
— молоток 176
— огурец вытянутый 178, 240
— — гладкий 177
— — ледяной 178
— — североатлантический 177
— — трехцветный 177, 208
— — японский 175, 208, 240
— таракан 304
— финик 108 *
— черенок 67 *, 176
— — большой 176
— — обыкновенный 105
— — энзис 144
— «чертик» 208
Муннописис типичный 304
Мурекс 41 *
Мурициды 40
Мускулюс черный 90, 144
Мускулюсы 90
Мягкотелые — см. Моллюски

Насекомые 290, 292
Наружнораковинные (четырехжаберные) 127
Насса 21
Нассариды 39
Натициды 33
Наутилоиды 127
Наутилус (жемчужный кораблик) 114, 176
Наутилусы (жемчужные кораблики) 127, 128
«Наяды» 82
Неверита 80
Неомения 13 *
Неопилина 14
Неофреатоикус несхожий 304
Неритиды 25
Нефропс 368
Нифаргоидес 304
Ногохвостки 288
Нотокриниды 169
Нотостомус 304
Нукулана малая 81
— обыкновенная 144
Нукуланиды 78
Нукуланы 78, 81
Нукулиды 78
Нуцинеллиды 81
Нуцинеллы 81

Оболочники (личиночнохордовые, туникаты) 256, 257
Овулиды 35
Огнетелки (пиросомы) 258
Оегофиуриды 225
Онтона 304
Октакнемусы 280
Октоподиды 135
Олива 42 *
Оливиды 41
Олигобрахииды 239
Омар 368, 406
— европейский 404
— норвежский 389 *, 404
Омары 389, 412
Оммастрефиды 126, 139
Онейрофанта 185, 240
Онихотеутиды 140
Онцея 304
Ореастериды 212
Ореховидка-ацила 144
— дельфинозубая 79
— -нукула 66 *
— тонкая 78, 79 *
Ореховидки 78
Ослики водяные 370, 374, 375
— клешненосные (танаидовые) 352, 359, 362 *
Осьминог 115 *, 176
— адский вампир 208
— аргонавт 176
— арктический 132
— гигантский 132
— Дофлейна 133, 135, 176
— мускусный 132
— обыкновенный (спрут обычный) 132, 135
— песчаный 132
Осьминоги 129, 131, 176, 208
— бесплавниковые (настоящие) 131, 132
— плавниковые 131, 136
Офиаканта двузубая 226, 240
Офиакантиды 226, 228
Офидиастериды 212
Офиодерматиды 228
Офиокома красивая 227
Офиокомиды 226
Офиолеуциды 229
Офиомиксиды 225
Офиомиксины 225
Офиоплеуры 229
Офиосколексы 225
Офиотрикс ломкий 228
Офиотрихиды 228
Офиоцистоидеи 148
Офиура Сарса 208, 228
Офиуры (змеехвостки) 148, 149, 221, 222 *, 208, 240
— ветвистые 225
— настоящие 225, 226, 228
Оцитое 125, 135

Пагурус гребенчатый 368
Палемон 304
— изящный 304
Палинурус 368
Палласея двурогая 304
Пальмовый вор 368, 392, 394, 396, 404
Пандора холодноводная 176
Пандориды 96
Пандоры 97
Панихия Мосли 185, 240
Панопа японская 176
Паноплея двурогая 304
Папиридея игольчатая 144
Парабластоидеи 148
Паракриноидеи 148
Паракукумиды 180
Пателла (улитка-блюдечко) 23, 80
— черноморская 24
Патирия 202

Патирия гребешковая 212, 240
Паукообразные 288, 292
Пахиграпсус мраморный 304
Пахидискус 127
Пектиниды 92
Пектининны 92
Пектункулюс 66 *
Пелаготуриниды 175
«Пеликанья нога» 35, 36 *
Пелопатидес подошвообразный 183, 272
Пелопатидесы 183
Пельматозои 146, 148
Пельтодорис 144
Пенеус японский 304
Пенителла 109, 176
Перакариды 352
Периплома 176
Перишехинацеи 193
Перловица вздутая (клиновидная) 83, 83 *
— толстая 83
Перловицы 83, 83 *
— кафрские 83
— настоящие 83
Перонидия желтая 103, 144
Петрикола 105
Петриколиды 105
Петушки-тапесы 67
Петушок 144
— -рудитапес 104, 144
— -тапес 66 *
Пикноподия 219, 240
Пикфордиатеутиды 138
Пинктада (жемчужница морская) 176
Пинктады 90
Пинна 87 *
Пиннотерес 304
Пинны 91
Пиросомы (огнетелки) 256, 258, 262, 263 *, 274 *
Плакотуриниды 180
Плакуна тропическая 96
Плакуниды 96
Планктосфера 246
Пластинчатожаберные — см. Двустворчатые
— настоящие 78, 79 *, 81, 144, 176
Плеуробранхус 46, 47*
— бугорчатый 80
Плеуротомариниды 21
Плеуротомария 21
Погонофоры 231, 272
Подосферастеры 202, 211
Позвоночные 257
Покрытожаберные 44
Полибрахииды 239
Полифемус 272
Полуслизни 55, 56, 59
Полухордовые 245
Понтелла 304
Пороминиды 111
Поромия зернистая 176
Портландия 79
— арктическая 67, 79, 81 *
— эстуарная 79
Порцеллана 368
Порцелланастериды 210
Порцеллио 304
Пронеомения(ии) 13
Пропеамуссиум(ы) 94
Прототака 144
Прудовик болотный 62
— малый 19, 62
— обыкновенный 62, 62 *, 63 *
— ушастый 62
— яйцевидный 62
Прудовики 62
Псаммобииды 102, 103
Псевдофитина 100 *
Психоцидариды 194
Психропотес 184, 272
Психропотиды 184
Псолидиум 179
Псолус 179
— антарктический 179
— таинственный 240
Птерастер 240
Птерастериды 214
Птерии 90
Птериины 90
Птерозома 32
Птеротрахеиды 32
Птеротрахея 32, 33 *
Пужетия 304, 368
Пульмонаты — см. Моллюски легочные
Пунктиды 58
Пунктурелла 16 *, 22
Пупиллиды 58
Пурталезиниды 200

Рак-богомол 350
— голубой кубинский 368
— крабовидный 395
— -крот 304, 397 *
— -отшельник 389, 389 *, 398 *
— коралловый индонезийский 368
— речной 389, 396, 405
— — американский 396
— — узкопалый 368, 408, 410 *
— — широкопалый 405 *, 408, 410*
— -щелкун 304, 391
Раки-богомолы (ракообразные ротоногие) 349
— -кроты 396
— -отшельники 368, 397, 400
— — крабовидные 406, 410
— речные 389, 408, 409 *, 410 *
— -щелкуны 401
Ракообразные 293
— акроторациковые 339
— анаспидовые 346, 346 *
— батинеллиевые 347
— веслоногие 295 *, 304, 314, 315 *
— ветвистоусые 272, 295, 304, 305, 307 *
— высшие 343
— десятиногие 295, 368, 388, 389 *
— жаброногие 295
— корнеголовые 339
— кумовые 352, 356, 357 *
— листоногие 296, 300
— мешкогрудые 330, 331 *
— равноногие (изоподы) 295 *, 352, 365, 372 *
— разноногие (бокоплавы) 304, 352, 377
— ракушковые 295 *, 341, 342 *
— ротоногие (раки-богомолы) 349, 351 *
— спелеогрифовые 352, 364
— танаидовые (клешненосные ослики) 359
— термосбеновые 352, 364, 365 *
— тонкопанцирные 344
— усоногие 304, 329, 333
— эвфаузиевые (эвфаузииды) 385, 386 *
Ракушка белая (спизула сахалинская) 67, 107
— песчаная (мия) 67, 67 *
Ракушки 66
Ракушковые 295 *
Рандаллия 304
Рапана 19, 40
Рачки калигоидные 327 *
Ремипедии 312
«Речная чашечка» 18
Ризокринус лофотенский 167
Риссоиды 27
Ритропанопеус 368
Рифтиниды 241
Рифтия 237
Ромбиферы 148
Ропалодиниды 180
Ропалонемия 13 *
Россия 176

Сабеллитиды 234
Саккулина 339
Саксидомус 105
— пурпурный 144
Салениниды 195
Сальпа большая 272

Сальпы 256, 258, 264, 266 *, 272, 275, 278
Сепиадариды 130
Сепиола двурогая 123
Сепиолиды 130
Сепиотеутисы 138
Сепия обыкновенная 129, 176
— фараона 130
— широкорукая 130
Сергестес 368
Сердцевидка-акантокардия редкоребристая 144
— волосатая 102, 144
— -гемикардия 144
— гренландская 79 *
— калифорнийская 144
— Ламарка 101, 101 *
— ребристая 144
— съедобная 67, 101, 101 *
— -фрагум 176
— -циклокардия редкоребристая 144
Сердцевидки (кардииды) 101
Серолис 304
Серрипес гренландский 102, 144
Сида 272
Сидячеглазые 61
Силиква 176
Симоцефалюс 272
Симфилы 288
Синаллактиды 183
Синанодонты 84
Синапта пятнистая 187
Синаптиды 187
Синкариды 345
Сифонариды 61
Скальпеллюм 304
Скафехинус серый 190
Скафехинусы 198
Склеродактилиды 178
Склеролиниды 239
Склеролинумы 239
Скотоплянес Меррея 185, 272
Скотоплянесы 185
Скробикулярииды 102, 103
Скробикулярия 67 *
Скутеллиды 198
Слизень пещерный 59 *
— полевой 56, 144
— сетчатый 56
Слизни 52, 55, 56
Соластер(ы) 214, 240
— тихоокеанский 240
Соластериды 214
Солемии 81
Солемиды 81
Солемия северная 176
Солен 67 *
Сомастереидеи 148
Спатангиды 200
Спелеонектес 312 *
Спизула сахалинская (ракушка белая) 176
Спирула 131
Спондилиды 92
Спондилюс красивый 176
Стебельчатоглазые 53, 60 *
Стенопус 304
Стигокариды 348
Стиела 272
Стилофоры 146
Стиракастер 210, 272
Стихоподиды 182
Стортингура 304
Стронгилоцентротиды 196
Стронгилоцентротус 196, 240
— невооруженный 196, 240
— обыкновенный 196, 208
— промежуточный 196, 240
— пурпурный 196, 240
Строфохеилус 60 *
Сферома зазубренная 304

Танаидовые (ослики клешненосные) 359
Таониусы 141
Теканефрии 238, 239
Теллина 67 *
Теллиниды 102
Теллиноидеи 102
Темноплеуриды 198
Теребра(ы) 42
Теребриды 42
Терединиды (древоточцы, корабельные черви) 108, 109
Тередо 109, 110 *, 370 *
«Терновый венец» (акантастер) 36, 212, 208, 240
Тетис 48
Тиазира 67 *
Тиазириды 99
Тика 30
Тионепсолус 179
Тионидиины 179
Тионидиум прозрачный 179
Тифобия 29, 30 *
Токсопнеустиды 197
Тонна 36 *
Тонниды 36
Топороногие — см. Моллюски двустворчатые
Трахейнодышащие 288, 292
Трахикардиум рыжий 144
Трахикардиумы 101
Трахипенеус 368
Трация 176
Тремоктопус 125, 135
Трепанг дальневосточный 182, 240
Трепанги 171, 181
Тридакна 101 *, 108 *
— большая 176
— гигантская 100
Тридакниды 100
Тридакны 100
Трилобиты 292
Трития (верша, ракушка) 39, 41 *
Тритония 144
Троглокарис 304
Трохиды (улитки-волчки) 24
Трохостома арктическая 186, 208
Трохусы 24
Трубач 80, 368
Трубачи — см. Букциниды
Туникаты (оболочники, личиночнохордовые) 256
Турбиниды 25
Турбо 25

Уздечковые — см. Френуляты
Улитка-блюдечко 18
— -верша (насса) 39
— виноградная 53 *, 56, 57 *
— «епископская шапка» 42
— -зонтик 46, 47 *
— кустарниковая 144
— «пеликанья нога» 35, 36 *
— ручьевая 27
— фарфоровая 35
— -шарик — см. Ацера
— -шлем 35, 36 *
Улитки (моллюски брюхоногие) 5, 14
— безъязычные 37
— -волчки (трохиды) 24
— голожаберные 47
— -катушки 63
— килеиогие 31
— легочные (пульмонаты) 52
— пупочные — см. Криптонатики
— пурпурные 40
— сидячеглазые 61
— стебельчатоглазые 53
— фарфоровые — см. Циприеды
— червеобразные (верметиды) 30
— шлемовидные (кассиды) 35
— -янтарки 57
Умбракулюм средиземноморский 80
Унииниды 82
Урастернас 208, 240
Уротеутисы 138
Устрица адриатическая 86
— виргинская 86, 144
— гигантская 85*, 86, 144, 176
— обыкновенная (съедобная) 86, 144
— петушиный гребень 176
— пластинчатая 86, 144
— португальская 86

Устрица скальная 86
— черноморская 85 *, 86
Устрицы 67, 85, 85 *, 87
Устричное сверло 41

Фараонелла Перье 103, 176
Фенна 304
Филлофорусы 179
Фоладиды 108
Фоладины — см. Морские сверлильщики 108
Фоладомииды 96
Фордилла 78
Фрагиды 101
Фрагмотеутиды 127
Фрагумы 101
Фрейеллиды 215
Френуляты (уздечковые) 238
Фриксометра 169
Фринофиуриды 225

Халоцинтия бугорчатая 272
— оранжевая 272
Хальгерда Вилли 144
Хама чешуйчатая 176
Хамелея перепоясанная 144
Хамиды 105
Хамины 105
Харония(и) 36, 41 *
— -лампа 80
Харпа 41
Хелицеровые 288
Хемилепистус украшенный 304
Хемицентротусы 196
Хенриция 213
Хетогнаты (морские стрелки, щетинкочелюстные) 242
Хетодерма 13, 13 *
Хиас 304, 368
Хидорус 272, 307, 311
Химерометриды 170
Хиридотиды 187
Хирона 304
Хиротеутиды 126
Хитон белый 12
— бугорчатый 11
— изящный 10 *
— красный 11
Хитоны 9
Холопус(ы) 167
Хордовые 256, 257
Хромодорис африканский 144
Хтамалюс 304

Цекум 31
Цератостома Барнетта 80
Цериодафния 272
Церкопагис 272
Цетоконхиды 112
Цефалодискусы 254 *
Цефалокариды 312, 313 *
Циатидиумы 167
Циатура килевидная 304
Цидариды 194
Цидароиды 148
Циклопы 314, 320
Циклостома 26
Циклоцистоидеи 148
Цимбулия 50
Ципреиды (улитки фарфоровые) 35
Ципрея 21, 35, 80
— арабская 80
— -груша 80
— тигровая 80
Циприна 66 *
— исландская 67, 103
Цирротаума 129, 208
Циртокриниды 166, 167
Цифокарис Рихарда 304

Черви корабельные — см. Древоточцы
Червь корабельный 110 *
Четырехжаберные 128
Чилим широконосый 304, 368
Членистоногие 286
Чочин-ика 123

Шаровка речная 98
— роговая 98 *
Шаровки (горошинки) 98
Шизастериды 200
Шлем 35, 36 *
— рыжий 80
Шримс-медвежонок 304

Щетинкочелюстные (морские стрелки, хетогнаты) 242
Щитень 302 *
— весенний 302
Щитни 300

Эвадне 272
Эвастерия сетчатая 240
Эвкариды 385
Эвфаузииды — см. Ракообразные эвфаузиевые
Эга 304
Эдриоастероидеи 148
Эльпидииды 184
Эльпидия курильская 272
— полярная 184
Эндоцерас 127
Эноплометопус 368
Эноплотеутиды 141
Эноплотеутисы 141
Энтовальва 100
Энтоконхиды 37
Эокриноидеи 148
Эолидиды 47
Эолидия(и) 47, 144
Эрионида 368
Эропсиды 200
Эуалис 368
Эулимногаммарус пестрый 304
Эупиргиды 186
Эуриалиды 226
Эуэхиноидеи 161
Эухирелла 304
Эхинарахниусы 198
Эхинастериды 213
Эхиниды 196
Эхинозои 146, 148, 162, 171
Эхинометриды 197
Эхинотуриды 193
Эхинусы 196

Янтарка 58 *, 144
Янтарки 58
Янтиниды 33
Янтина(ы) 33, 34 *
Япетелла 134

Abatus philippii 191, 272
Abra 103
— ovata 103, 144
Abralia 141
Abraliopsis 123, 141, 208
Acanthaster 202, 204
— planci 36, 208, 212, 240
Acanthasteridae 213
Acanthinula aculeata 54
Acanthocardia echinatum 102 *
— paucicostata 144
Acanthochitona fascicularis 12
— rubrolineatus 80
Acanthocidaris maculicollis 194
Acanthocyclops viridis 320
Acanthodoris pillosa 47 *, 48
Acanthogammarus godliewskii 304
Acanthopleura 11
Acartia clausi 318
— tonsa 318
Acasta spongicola 337
Acephala — см. Bivalvia
Acera bullata 44, 45 *
Aceridae 44
Achatina fulica 57
— mauritana 57 *
Acila divaricata 144
Acmaea 219
— rubella 24
— virginea 24
Acme lineata 26
— polita 26
Acoela 46
Acrania 257
Acroloxidae 64, 64 *
Acroloxus fluviatilis 64
— lacustris 64, 64 *
Acrothoracica 339
Actaeon 44
— tornatilis 44, 44 *
Actaeonidae 44
Actinopyga 181
— agassizi 182
— echinites 181
Aega 366, 369, 371, 374
— psora 304
Aeolidia 47, 48
— papillosa 48, 144
Aeolididae 47, 48
Aeolis 19
Aeropsidae 200
Aeropsis fulva 200, 272
Afrenulata (Vestimentifera) 238, 241
Aglossa 37
Agriolimacidae 55, 59
Albunea 391
Allanaspides hickmani 347
Alloposus 134
Alloteuthis 138
Alonella excisa 310 *
Alpheidae 391, 401
Alpheus brevicristata 304
— vladivostokiensis 304
Amaroecium 271
Amathillina spinosa 382
Ammonoidea 127
Ampelisca diadema 304
Ampeliscidae 377, 380, 381
Amphibolidae 52, 61
Amphilepididae 230
Amphilepis norvegica 230
Amphilicus androphorus 223, 224 *
Amphimetra discoidea 170
Amphiodia fissa 227
— rossica 240
Amphiophiura 229
— ponderosa 229, 240
Amphipholis squamata 223, 227
Amphipoda 377
Amphithoidae 380
Amphitretidae 134
Amphitretus pelagicus 118, 134, 134 *
Amphiura antarctica 227, 228 *
— chiajei 227
— stepanovi 227
— stimpsoni 227
Amphiuridae 222, 227
Amphoracrocrinus amphora 147 *
Ampullaria gigas 30 *
Ampullariidae 29
Amussium 92
— japonicum 176
Anaspidacea 346
Anaspides 346
— tasmaniae 346 *, 347
Ancylidae 64, 64 *
Ancylus 18
— fluviatilis 64 *
Angaria 24
Angulus fabula 103
— donacinus 103, 144
Anilocra 371
Animalia 258
Anisogammarus 383, 384
Anodonta 68, 69 *, 71 *, 83, 84
— cygnea 84
Anodontinae 84
Anomalodesmata 96
Anomia aculeata 144
— ephippium 96
Anomiidae 96
Anomiina 96
Anonyx nugax 381, 382
Anostraca 296
Anseropoda placenta 212
Antarcturus ultraabyssalis 304
Antedon 168
— adriatica 169
— bifida 165, 168, 168 *
— mediterranea 169
— petasus 168, 169
Antedonidae 165, 168
Anthoblastus brouweri 147 *
Anthuridea 366, 367, 369, 375
Antiopella cristata 144
Anuropus bathypelagicus 369
Aoridae 380
Aplexa 61
— hypnorum 61, 62 *
Aplysia 45
— depilans 45 *
Apoda 173 *, 175, 186
Aporrhaidae 35
Aporrhais pespelicani 35, 36 *
Appendiculariae 258
Apseudes latrellei 362
— spinosus 362 *
Araeosoma thetidis 193
Arbacia 195
— lixula 195
— punctulata 192
— spatuligera 195
Arbaciidae 195
Arca zebra 176
Archaeogastropoda 21
Archaeomysis grebnitzkii 355

Archaster 205, 212
— typicus 212
Archasteridae 212
Archicaligus 326
Architeuthis 114, 142
Arcidae 85
Arcoscalpellinae 338
Arctica (Cyprina) 103
— islandica 67, 103, 144
Arcticidae 103
Arcticocamptus arcticus 322, 324 *
Arcturidae 366, 371, 374
Arcturus ulhani 374 *
Arenicola marina 251
Arenosetella spinicauda 323 *
Argonauta 134
— argo 134 *
Argonautoidea 125, 135
Argulus arcussonensis 328
— foliaceus 328, 328 *
— japonicus 328 *
Arion ater 59
— empiricorum 144
— rufus 59
— subfuscus 144
Arionidae 59
Ariophantidae 60
Aristocystites bohemicus 147*
Armadillidium 376
— vulgare 373
Artemia salina 297, 298 *
Arthropoda 286
Articulata 148, 161, 166
Asaphidae (Sanguinolariidae, Psammobiidae, Gariidae) 103
Ascidia virginea 272
Ascidiae 258
Ascopera gigantea 279 *
Ascothoracida 209, 330
Ascothorax 331, 331 *, 332
Asellidae 375
Asellota 366, 367, 369, 375
Asellus aquaticus 304, 375
— banyulensis 375
— communis 369
— hilgendorfi 375
— meridianus 375
— monticola 375
Aspidochirota 173 *, 175, 180, 240
Astacidae 405, 408
Astacilla pusilla 371 *
Astacus 408
— astacus 408, 410 *
— leptodactylus 408, 410 *
Astarte borealis 98, 144
— crenata 98, 144
— elliptica 144
— montagui 144
— rollandi 144
— sulcata 144
Astartidae 97
Asterias 206 *, 215, 217
— amurensis 215
— forbesi 215, 208
— rubens 201, 203 *, 205, 207, 208, 215, 240
— vulgaris 205, 215, 218 *
Asteriidae 203 *, 207, 215, 219
Asterina gibbosa 205
Asterinidae 202, 207, 212
Asteroidea 148, 149, 200
Asteronychidae 225
Asteronyx loveni 225, 226 *
Asterope 342, 343
Asteroschematidae 226
Asterozoa 146, 162, 200, 220
Asthenosoma urens 193
Astrochlamys bruneus 223, 226
Astrocles actinodetus 272
Astrometis sertulifera 219, 240
Astropecten 201 *, 211
— aurantiacus 211
— polyacanthus 211
Astropectinidae 204 *, 210, 211
Astrophiura 229
— chariplax 229
— marione 229, 229 *
Atelostomata 198, 199
Athanas 403
Athecanephria 238, 239
Athoracophoridae 58
Athubaria 252, 252 *
Atlanta 31, 32
— peronii 32 *
Atlantidae 31
Atrina 91
Attheyella northumbrica 824
— wulmeri 324, 324 *
Athyaephyra desmaristi 404
Atyidae 394, 410
Aulacoceridae 127
Aulodonta 194
Austrastacidae 408
Autobranchia 78, 81, 144, 176
Axelboeckia spinosa 304

Baicalia 29
— stiedea 30 *
Baicalobathynella magna 347, 348
Balanoglossus capensis 249
— clavigerus 245, 246, 249, 250 *
— cornosus 249
— gigas 249
— proliferans 249
Balanomorpha 335
Balanus 304, 335 *
— balanus 304, 336
— crenatus 337
— eburneus 338
— improvisus 304, 336, 337
— masignotus 336
— spongicola 337
Bankia 109, 109 *
— gouldi 110
— setosa 111
Barnea candida 108
Basommatophora 61
Bathothauma 141
— lyromma 140 *, 208
Bathyarca glacialis 144
Bathycrinus 166
— carpenteri 167
— complanatus 166
— pacificus 167, 272
Bathycuma 359
Bathynella baicalensis 348
— natans 347, 347 *, 348
Bathynellacea 346, 347
Bathynomus 367
— giganteus 304, 366
Bathypera gigantea 258
Bathypolypus arcticus 132
Bathyporeia 380
Bathyspinula 81
— calcar 176
Batoteuthis 123
Belemnitida 127
Benedictia 28
— fragilis 27 *
Bentheuphausia amblyops 386, 386 *, 388
Benthopectinidae 204, 204 *, 209, 211
Berndtia purpura 339
Bertelinia 51, 51 *
Biancolina algicola 304
Biomphalaria 64
Birgus latro 368, 392
Birstenia vitjasi 239
Bithynella adsharica 27
Bithynia 17 *, 28
— leachi 27 *, 28
— striata 28
— tentaculata 28
Bittium reticulatum 35
Bivalvia (Lamellibranchiata, Pelecypoda, Acephala) 5, 65
Blastoidea 148
Bodotriidae 359
Bohadschia 181
Bolitaena 132
— microcotyla 133
Bolitaenidae 134
Bolitaenoidea 134
Boltenia echinata 272
— ovifera 272
Bopyridae 372

Boreomysis 354
— curtirostris 355
— plebeja 355
Bosmina 307, 307 *
— coregoni 309 *
— longirostris 272, 310 *, 311
Bothriocidaris pahleni 147 *
Bothriocidaroida 148
Botryllus schlossery 272
— tuberatus 272
Botula californiensis 90
Brachydiastylis resima 359
Bradybaena fruticum 60, 144
— maacki 144
Bradybaenidae 58, 60
Branchiata 292, 293
Branchinecta 297 *
Branchiopoda 295
Branchipus 297 *, 298
— stagnalis 296 *
Branchiura 327
Brandtia parasitica 304, 322
Brandtothuria arenicola 181, 208
Brechites 97
— giganteus 97 *
Brisaster townsendi 200, 240
Brisingida 209, 215
Brisingidae 201, 202, 209, 214
Bryocyclops 321
Buccinidae 39
Buccinum 39, 397
— undatum 39, 39 *, 40 *, 80, 368
Buliminidae 58
Bulla lignaria 80
Bundenbachia beneckei 147 *
Busycon 21
— contrarium 80
Bythotrephes 309
— longimana 272

Cadlina laevis 144
Caecosphaeroma 375
Caecum 31
Caenocentrotus gibbosus 197
Cafferia 83
Calanoida 315, 315 *, 316, 316 *
Calanus 316, 318 *
— cristatus 317, 319
— finmarchicus 304, 317, 319
— glacialis 319
— helgolandicus 319
— hyperboreus 319
— plumchrus 304, 317
Calappa 304, 391
Caligoida 326
Caligus 327 *
Callianassa 304, 397 *
— tyrrhena 397 *
Callianassidae 395
Callinectes 403
— sapidus 304, 404
Calliostoma 24
— zizyphinus 24 *
Callista brevisiphonata 105, 144
Callistochiton (Lorica) viviparus 10
Calocalanus pavo 304
— plumulosus 304
Calocaris macandrae 402
Calyptogena 112
— magnifica 112, 272
Calyptraea chinensis 30
Calyptraeidae 30
Camarodonta 194, 196
Cambaroides 408
Cambarus 396, 403
— affinis 403 *
Camptocercus rectirostris 272
Camptostromatoidea 148
Cancer amphioetus 368
— pagurus 304, 404, 406
Cancilla praestantissima 80
Cancricepon elegans 372 *
Candonidae 342, 343
Canthocamptus staphylinus 324, 324 *
Caprella 304, 368, 378 *
— anatifera 377 *
Caprellidae 378
Capulidae 30
Carcinus 395, 400, 402
— maenas 304, 340 *, 393, 403, 404
Cardiidae 101
Cardiomya gouldiana 176
Cardiomyidae 111
Cardisoma 395
Cardita 100
— floridana 176
Carditida 100
Carichium 61
— minimum 61
Carinaria 32
Carinariidae 31, 32
Caspievadne maximovitchi 272
Cassidaria 34, 35
Cassididae 35
Cassidula 61
Cassiduloida 199
Cassis cameo 21
— cornuta 35, 36 *, 80
— rufa 21
Caucasotachea 60
— atrolabiata 144
Caudinidae 186
Caudofoveata 14
Cavolinia gibbosa 50
— tridentata 50
Caymanostella admiranda 220, 220 *
— spinimarginata 220
Caymanostellidae 220, 220 *
Centrostephanus longispinus 195
Cepaea 58
— nemoralis 144
Cephalocarida 294, 312
Cephalodiscus 252, 252 *, 253, 254 *
— densis 252, 254 *
— dodecalophus 254 *
— nigrescens 254 *
Cephalopoda 5, 114
Cephalopyge 49
Ceramaster 213
— patagonicus 208
Cerastoderma edule 67, 101, 101 *
— lamarcki 101, 101 *
Cerathostoma barnetti 80
Cercopagus socialis 272
Ceriodaphnia reticulata 272
Cerithiidae 34
Cerithium vulgatum 34, 35
Certonardoa semiregularis 37 *
Cetoconchidae 112
Ceuthonectes 322
Chaetoderma 12
— nitidulum 13, 13 *
Chaetognatha 242
Chama macerophylla 176
Chamelea fasciata 144
Chamidae 105
Chamina 105
Charonia 34, 36, 41 *
— lampas 80
— tritonis 36, 80
Chelicerata 292
Chelura terebrans 381
Chelyosoma macleayanum 272
Chevreuxiella obensis 382
Chione gallina 105, 144
Chionoecetes opilio 304
Chiridota pellucida 187
Chiridotidae 187
Chirocephalus 297 *
— grubei 297
Chirona evermanni 304, 338
— hameri 336
Chiroteuthis 123, 124
— veranyi 125 *, 141
Chiton elegans 10 *
— rubicundus 11
— tuberculatus 11
Chlamys 92
— beringianus 94
— farreri nipponensis 94, 144
— islandicus 94, 176
— tigerina 144
Choanomphalus 64
Chologaster 341
Chordata 256, 257
Chromodoris africana 144

Chthamalus 335, 338
— stellatus 304, 336, 337, 338
Chunioteuthis 136
Chydorus sphaericus 272, 307, 311
Cidaridae 194
Cidaris cidaris 194
Cidaroida 193, 194
Ciona intestinalis 258, 272, 282
Cirolana 371
Cirolanidae 371, 375
Cirolanides 375
Cirrata 131, 136
Cirripedia 140, 333
Cirrothauma 136
— murrayi 118, 129, 208
Cirsotrema perplexum 80
Cladodactyla crocea 178, 272
Clausiliidae 52, 54, 58
Clavagella 97
Clavagellidae 97
Clavator clavator 60 *
Clavelina lepadiformis 271, 272
Clinocardiidae 102
Clinocardium 102
— californiense 144
— ciliatum 102, 144
Clione 51
— limacina 50 *, 51, 208
Clypeasteroida 198
Clypeoniscus 372 *
Cnemidocarpa finmarkiensis 269
Cnesterium 79
Cochlicopa 58
— lubrica 144
Cochlostyla 60 *
— leucophthalma 60
Codakia tigerina 99, 176
Coelomata 232, 238
Coeloplana astericola 214
Coenobita 368, 392, 397, 405
— diogenes 397
Coleoidea 114, 127, 129
Collisella cassis 80
Colobocentrotus atratus 197, 208
Colochirus luteus 177, 208
— quadrangularis 177, 240
Comanthus 225
— japonicus 170
Comasteridae 169
Comatella stelligera 170, 208
Comathina schlegeli 170
Comatula pectinata 170, 170 *
— purpurea 170
— rotolaria 170
Comatulida 161, 166, 167
Concentricycloidea 220
Conchifera 5
Conchoderma auritum 304, 338
Conchoecia 342, 343
— elegans 342*
Conchostraca 303, 303 *
Congeria 106
Conidae 42, 80
Conidophrys 327 *
Conilera 371
Conus 17 *, 34, 42
— aulicus 80
— ebraeus 80
— geographus 80
— marmoreus 80
— mediterraneus 42
— omaria 80
— textile 42 *, 80
Copepoda 314
Copilia vitrea 304
Coralliophylla violacea 80
Corbicula 104
— fluminalis 104
— fluminea 98 *, 104
Corbiculidae 104
Corculum 101
— cardissa 144
Coronida 350, 351
Coronula 336, 338
— diadema 304
Corophiidae 380, 381
Corophium 380, 381 *, 384
— curvispinum 384
— volutator 380
Corycaeus obtusus 304
Coryphella sarsi 48
— verrucosa 48, 144
Corystes 391
Coscinasterias calamaria 204
Cranchia 141
— scabra 208
Cranchiidae 141
Crangon 393, 394, 395
— crangon 404
Crangonidae 391, 395, 406, 412
Crangonyx 385
Crassiana 83
— crassa 83
Crassostrea angulata 86
— denselamellosa 86, 144
— gigas 85 *, 86, 144, 176
— nippona 86
— virginica 144
Crassostreidae 85
Crenomytilus grayanus 89, 144
Crepidula 30
— grandis 80
Creseis 50
Crinoidea 148, 149, 162
Cristaria 84
— plicata 84, 84 *
Crossaster papposus 202, 214, 240
Crustacea 292, 293
Cryptochiton 9
— stelleri 11, 80
Cryptolepas 336
— rachianecti 304
Cryptonatica 33, 35 *
— catena 219
Cryptoniscidae 372, 374
Cryptoplacidae 11
Cryptoplax 9, 11
— japonica 80
Crystalloteuthis 141
Ctenocheilocaris 329
— armata 330
Ctenocidaris nutrix 191, 272
Ctenocystoidea 146
Ctenodiscus australis 211
— crispatus 208
Cucumaria fraudatrix 240
— frondosa 174, 177
— glacialis 178
— ijimai 178
— japonica 175, 208, 240
— lactea 178
— lateralis 178
— veneyi 178
Cucumariidae 175
Culcita novaeguineae 202, 208, 212, 240
Culeolus 280
— murrayi 279 * 280 *
Cumacea 356
Cumella 358,
Cumopsis 357
Curtipleon 360
Cuspidaria 112, 112 *
— arctica 176
Cuspidariidae 112
Cyamidae 377, 382
Cyathidium 167
Cyathura carinata 304, 369, 372, 375
Cyatocystis plautinae 147 *
Cyclasterope 343
Cyclestheria 303, 305
Cyclocardia crebricostata 144
— paucicostata 144
Cyclocystoidea 148
Cyclomyaria (Doliolida) 258
Cyclopecten imbriferum 94, 144
Cyclopoida 315 *, 316, 320
Cyclops strenuus 320, 321
Cyclosalpa 265
— bakeri 272
— pinnata 279
Cyclostoma (Pomatias) elegans 26, 26 *
Cydaroida 148
Cylichna 46
— alba 46 *
— scalpta 46

Cylisticus convexus 373
Cymbulia 51
— peronii 51
Cymothoa 371
— oestrum 373
Cymothoidae 367, 369
Cymothoinae 371, 372
Cyphocaris 379
— richardi 304
Cypraea 35
— annulus 21
— arabica 80
— caurica 80
— moneta 21
— pyrum 80
— tigris 80
Cypraeidae 35, 80
Cypridae 342
Cypridina castanea 342
Cypridinidae 342, 343
Cypridopsis 342
— vidua 343 *
Cypris 334, 343 *
— pubera 342 *
Cyproides marginata 342
Cyrtocrinida 166, 167
Cytherella 343
Cytheridae 342, 343
Cyzicus 303, 303 *

Dactylioceras commune 125
Dactylochirotida 175, 180
Dactylopusioides macrolabris 322
Dahurinaia dahurica 82
Dajidae 372
Daphnia 306 *, 307 *
— arctica 311
— balchashensis 310 *
— cristata 309 *
— cucullata 309 *
— longispina 311
— magna 310 *
— pulex 272, 311
Darwinulidae 342, 343
Daudebardia 59
Daudebardiidae 55
Decapoda 388
Deima 184
Deimatidae 185
Delectopecten 92
Delphinula rugosa 80
Dendraster 217
Dendrochirota 173 *, 175, 240
Dendrogaster 330, 332, 332 *
— astropectinis 333
— beringensis 333
— dichotomus 331*
Dendrogastridae 331, 333
Dendronotidae 48
Dendronotus frondosus 48, 144
Dentalium 21, 113
— elephantium 113
— entalis 114
— vulgaris 113 *
Deroceras agreste 56, 144
— reticulatum 56
Derocheilocaris 329
— galvarini 330
— remanei 329 *
— typicus 330
Desmomyaria (Salpae) 258
Desmosoma 369
Deuterostomia 258
Devonia 100
Dexamine spinosa 304
Diadema antillarum 195
— savignyi 195
— setosum 195, 208
Diadematidae 192, 195
Diadematocea 193, 194
Diaphanosoma 310
— brachyurum 272
Diaptomus 316, 316 *, 317 *
— amblyodon 319
— gracilis 319
— graciloides 319
Diastylidae 359
Diastylis 358
— glabra 359 *
— rathkei 357 *, 358, 358 *
— scorpioides 359
— sulcata 359
Didacna 102
— protracta 102 *
— trigonoides 102 *
Didemnidae 271
Dikerogammarus haemobaphes 384
Diodora graeca 22, 80
Diogenes edwardsi 399
Diplobrachia 239
Diploporita 148
Discus 58
Distaplia 273
Distarsio anus 80
Distolasterias nipon 240
Distomus variolosus 272
Divaricella divaricata 99
Dolabella 45
Dolichoglossus 248
Doliolida (Cyclomyaria) 258
Doliolum rarum 272
Donacidae 99
Donax 99
— semistriatus 99, 176
— trunculus 99
Doridida 47
Dorippe 399
— granulata 368, 399 *
Dorippidae 398
Doris 47
— verrucosa 47 *
Dormechinus horridus 272
Dosidicus gigas 139, 141
Dosima fascicularis 304, 335
Dosinia japonica 144
Dotilla 407
Doto 48
— coronata 48
Dreissena bugensis 106
— caspia 106, 106 *
— polymorpha 106, 106 *
— rostriformis 106 *
Dreissenidae 106
Drepanothrix dentata 310 *
Dromia caput-mortuum 399*
— vulgaris 304
Dromiidae 399
Dunalia 372

Echinarachnius 198
— parma 188, 199
Echinaster luzonicus 214
Echinasteridae 213
Echinidae 196
Echinocardium cordatum 199, 199 *
Echinodermata 146
Echinoidea 148, 149, 171, 188
Echinomenia corallophila 80
Echinometridae 197
Echinosigra paradoxa 200
Echinoteuthis 141
Echinothuriidae 188, 193
Echinothuriina 193
Echinozoa 146, 162, 171
Echinus 192
— acutus 188
— esculentus 191
Ecteinascidia tortugensis 271, 272
Ectocochlea 114, 127
Edrioasteroidea 148
Elaphoidella 322
— bidens 324
Elasipoda 173 *, 175, 184
Eledone 126 *
— moschata 132
Eleuterozoa 146
Elliptio 84
Ellobiidae 61
Elminius modestus 336, 337
Elpidia glacialis 184
— kermadecensis 185
— kurilensis 185, 272
— solomonensis 185
Elpidiidae 184
Emertonia gracilis 323 *
Ena obscura 144
Enidae 58

Enoplometopus daumi 368
Enoploteuthidae 141
Enoploteuthis 141
— leptura 140 *
Ensis ensis 144
Enteropneusta 246
Entocolax ludwigi 37, 38
Entoconcha 38 *
— mirabilis 38 *
Entoconchidae 37
Entoniscidae 372
Entovalva mirabilis 100
Eocrinoidea 148
Epactophanes richardi 324
Epicaridea 367, 369, 372
Epischura baicalensis 319
Epitonium 17 *
Eremicaster crassus 210
— tenebrarius 333
Ergasilus 325 *, 326
— sieboldi 325 *
Eriocheir 407
— japonicus 340, 407
— sinensis 396, 403 * 404, 408, 409 *
Eriphia spinimana 368
— verrucosa 389 *
Eryonidae 368, 404, 406
Etheria 82
Eualis gaimardi 368
Eucalanus bungii 315 *, 317, 319
Eucarida 385
Euchirella maxima 304
Eucopia 355
— unguiculata 353*
Eucyclops macruroides 320
— macrurus 320
Eudorella emarginata 359
— pacifica 359
Eudorellopsis integra 359
Euglandina rosea 59 *
Eulimnogammarus virgatus 304
Euperidae 98
Euphausia 386, 387
— pacifica 387
— superba 385, 387, 388
Euphausiacea 385
Eupyrgidae 186
Eupyrgus scaber 186
Euryalidae 226
Euryalina 225
Eurycercus glacialis 311
— lamellatus 310*
Eurydice 369
Eurytemora hirundoides 317
Evadne 305
— nordmanni 272
Evasterias retifera 240
— troschelii 217
Filitanais rebainsi 360
Fissurellidae 22
Flabellifera 367
Flexopecten 92
— glaber 94
— ponticus 94, 144
Florometra antarctica 169
Forcipulata 209
Forcipulatida 203 *, 207, 215
Fordilla 78, 111
Fragidae 101
Fragum 101
— unedo 176
Frenulata 238
Freyella 215
— remex 202
Freyellidae 215
Fromia 240

Galathea 390, 395, 405
Galathealinum 239
— arcticum 233, 234, 239
— branchiosum 239
— bruuni 239
Galatheathuria aspera 184
Galatheidae 395, 410
Galatheidea 403
Galba truncatula 19, 62, 63 *, 64
Galiteuthis 141
— armata 141 *
— glacialis 141
Gallobathynella coiffaiti 348
Gammaracanthus loricatus caspius 382
Gammaridae 382
Gammaridea 380
Gammarus 377 *, 379, 382, 384
— balcanicus 384
— duebeni 382, 384, 385
— finmarchicus 383
— ischnus 384
— kischineffensis 384
— lacustris 383, 384
— obtusatus 383
— oceanicus 382
— pulex 383. 383 *, 384
— salinus 385
— setosus 383
— zaddachi 383
Gariidae (Sanguinolariidae, Psammobiidae, Asaphidae) 103
Gasterascidia 280
Gasterosiphon 37
Gastrana fragilis 103, 144
Gastrochaena 108 *
Gastropoda 5, 14
Gastrosaccus sanctus 355
Geberita hungarica 80
Gecarcinidae 405, 410
Geophila 54
Geoteuthis 127
Gephyrothuriidae 184
Gibbula 17, 24
— albida 25
Gigantapseudes adactylus 360
— maximus 360
Gigantocypris 342, 342 *
Gigantomilax kollyi 144
Gilbertsocrinus tuberosus 147 *
Glandiceps 250
— abyssicola 251
— malayanus 246 *
Glaucus 48
Gleba cordata 50, 51
Glossidae 104
Glossobalanus 250
— minutus 251
Glossodoris 48
Glossus 104
— humanus 104, 104 *
Glycymeris albolineatus 144
— glycymeris 144
Glyphocrangon gastacauda 304
Glyptophysa rezvoji 64
Gnathia 372 *
— dentata 304
Gnathiidea 369, 371
Gnathophausia 352, 353, 355
— gigas 353*, 355
Gnathostomata 198
Goffinella stylifer 323 *
Goniasteridae 213
Goniopectinidae 209, 211
Gonodactylus 350
Gorgonocephalidae 225
Gorgonocephalus caryi 208, 222, 225
— eucnemis 225
Gouldia minima 144
Grapsidae 407
Grubia crassicornis 304
Gymnosomata 51
Gynandrocarpa placenta 272
Gyraulus gredleri 64

Hacelia 204 *
Haemocera danae 325 *
Halgerda willeyi 144
Halicyclops 321
Haliotidae 21
Haliotis 18, 21, 22, 219
— discus 22
— fulgens 22
— gigantea 22
— iris 22
— rufescens 22
— tuberculata 22, 80
Halocynthia aurantium 272
— roretzi 272

Halopsyche 49
Halosbaena 364
— acanthura 365
Hanleya abyssorum 9
Hapalocarcinidae 398, 402
Hapalochlaena 136
Haplomesus 375
— gigas 375
— insignis orientalis 304
Harpa 41
— ventricosa 80
Harpacticoida 315 *, 316, 322
Harpoceras lythense 125
Haustoriidae 381
Hectocotylus 135
Heliaster 201, 220
Heliasteridae 220
Helicella 60
— candacharica 144
— ericetorum 61
Helicidae 60
Helicinidae 25
Helicoidea 60
Heliometra glacialis 164*, 169, 208
Helix 55
— buchi 61
— pomatia 53 *, 56, 57 *
— vulgaris 144
Hemicardia 101
— hemicardium 144
Hemicentrotus pulcherrimus 196
Hemichordata 245, 255
Hemieuryalidae 230
Hemilepistus 369, 370, 377
— cristatus 304, 369
— zachvatkini 377
Hemimysis 354
— lamornae 353 *
Hemisepius dubia 130
— typica 130
Hemizonida 209
Henricia 213
— sanguinolenta 208, 213
Herpetocypris reptans 343
Herpotanais kirkegaardi 362 *
Heterocentrotus mammillatus 197, 208
Heterocypris incongruens 342
Heteropoda 31
Heterotanais oerstedi 362 *
Heteroteuthis 124
Hexabathynella halophila 348
Hexacrobylus 280
Hiatella arctica 98, 176
Hiatellidae 98
Himerometridae 170
Hippasteria 204 *, 213
— phrygiana 208
Hippolyte 393
— varians 304
Hippolytidae 406
Hippopus 100
Histioteuthis 122, 123
— bonnellii 123*
Holectypoida 198
Holopedium 310
— gibberum 272, 311
Holopus 167
— rangii 167, 167 *
Holothuria 181
— scabra 181, 208
— tubulosa 174
Holothuriidae 181
Holothurioidea 148, 149, 171
Homalozoa 146
Homarus gammarus 368
Homoiostelea 146
Homolidae 406
Homostelea 146
Hoplocarida 349
Horatia 29
Hutchinsoniella 313 *, 314 *
— macracantha 313
Hyalopecten frigidus 144
Hyas araneus 368, 404
— coarctatus 304, 404
Hydrobia 27
— steini 27 *
— ulvae 27
— ventrosa 27
Hydrobiidae 27, 27 *
Hygrosoma luculentum 193 *, 194
Hymenaster 201, 214
Hypanis 102
— caspia 102 *
— colorata 102 *
— plicata 102 *
— vitrea 102 *
Hyperamblyops nana 355
Hyperia galba 379 *, 381 *, 382
Hyperiidea 380, 381
Hyperiopsidae 380

Ibacus ciliatus 304
Idioctopodidae 134
Idiosepiidae 130, 131
Idiosepius 114
Idotea 369, 373, 375
— algirica 369
— viridis 369
Idoteidae 369
Illex illecebrosus 139
Ilyocriptus sordidus 310 *
Inachus 402
Incirrata 131, 132
Indoapseudes brycesoni 361
Ingolfiellidea 379, 385
Iphigena ventricosa 144
Iphinoe trispinosa 358 *
Irregularia 193, 198
Ischnochiton hasodadensis 80
Ischnomesidae 375
Isocrinida 166
Isometra vivipara 169
Isometrinae 169
Isopoda 365

Jaera 369
— albifrons 373, 374, 374 *, 375
— marina 374
Jamlnia 144
— potaniniana 59
— tridens 59
Janthina 19, 33
— janthina 33, 34 *
Janthinidae 33
Japetella diaphana 134
Jhlea asymmetrica 282
Johanella 375
Joubiniteuthidae 141

Kalliapseudidae 361
Kobeltocochlea 28
— maxima 27 *
Koonunga 346
— cursor 346, 347
Kuphus polythalamus 110

Labidiaster 201
Labidocera 315
Labidoplax buskii 174
— thomsoni 187
Laemodipodea 378
Laetmogonidae 185
Laevipilina hyalina 14
Lambis chiragra 80
Lambrus validus 304
Lamellaria 34
Lamellariidae 34
Lamellibrachiidae 241
Lamellibrachia barhami 241
— luymesi 241
Lamellibranchiata (Acephala, Bivalvia, Pelecypoda) 65
Lamellisabella 233, 239
— coronata 241
— ivanovi 241
— johanssoni 238 *, 239
— minuta 241
— zachsi 232, 239
Lamellisabellidae 239
Lamprometra protectus 208
Lampropidae 359
Lamprops 357, 358
— fasciata 359, 359 *
— korroensis 359

Lampsilidae 84
Lampsilis 84
Lampyris 291 *
Lanceolaria 83
— cylindrica 83 *, 84
— oxyrhyncha 84
Lapidoplax digitata 38 *
Laura gerardiae 330
Lauridae 331, 332, 333
Lebbeus 304
— groenlandicus 304
Ledella 81
Ledellidae 81
Leionucula tenuis 78, 79 *
Lembos 384
Lepadomorpha 335
Lepas 335, * 338
— anatifera 304, 334 *
Lepeophtheirus 326, 327 *
Lepetidae 22
Lepidocentroida 148, 193
Lepidochitona aleuticus 80
Lepidodiscus ephraemovianus 147 *
Lepidopidae 356
Lepidopleurus 12
— arcticus 12
Lepidops 356
Lepidoteuthis 141
Lepidurus 302
— apus 302
— arcticus 302
Leptasterias groenlandica 207
Leptocheirus 380, 381
Leptochelia savignyi 361, 363
Leptodora 305
— kindtii 272, 309
Leptognathia armata 363
Leptometra celtica 169
Leptonidae 100
Leptostraca 344
Leptosynapta inhaerens 187
— minuta 187
Leriopsis 372 *
Lernaeidae 327
Lernaeocera branchialis 327 *
Lernaeoida 327
Lernaeopodidae 327
Leucon fulvus 359
— nasica 358 *
— pallidus 359
Leuconidae 359
Leucothoe richardii 304
Leucothoidae 381
Leydigia acanthocercoides 310 *
Lightiella incisa 313
Ligia 369, 376
Ligidium 376
Ligiidae 376
Liliopa 27
Lima 19
— hians 95
— scabra 176
Limacidae 55, 59
Limacina 50
— helicina 50, 51, 208
— retroversa 50
Limapontia 51
Limariidae 95
Limatula hyperborea 95, 144
Limax 55, 144
— cinereoniger 144
— maximus 55, 56 *, 144
Limidae 95
Limnadia 303, 303 *
Limnadiidae 305
Limnocalanus grimaldii 319, 356
— macrurus 319
Limnocardiidae 101
Limnomysis benedeni 355, 356
Limnoria 341, 370
— lignorum 370 *
Limnosbaena 364
— finki 365
Limopsis vaginatus 144
Linckia 207, 207 *, 212
— laevigata 208, 212, 240
Liocyma fluctuosa 144
Liriopsis 372
Lithodidae 391, 392, 406, 410
Lithoglyphus naticoides 28
Lithophaga 90, 108 *
— lithophaga 90, 144
Lithophagidae 90
Littorina 397
— littorea 26, 27, 27 *
— obtusata 26, 27, 27 *
— rudis 26, 27
— saxatilis 26
Littorinidae 26
Livoneca 371
— amurensis 371
Loliginidae 124, 138
Loligo 125, 126 *, 138
— forbesi 138
— opalescens 139
— vulgaris 138, 138 *
Lolliguncula brevis 118
— tydeus 118
Lopha cristagalli 176
Lophogastrina 353, 354
Lorica (Callistochiton) viviparus 10
Loripes lucinalis 99
Lottia gigantea 24
Loveniidae 199
Loxechinus albus 197
Loxorhynchus grandis 394
Luciae (Pyrosomida) 258
Lucinidae 99
Ludwigia 178
Ludwigothuria atra 182, 208
Luidia 204 *, 209, 209 *
— ciliaris 207
— (Platasterias) latiradiata 209 *
— quinaria 208
Luidiidae 209, 210
Lybia 399
— tesselata 400 *
Lycoteuthis 123
— diadema 123, 124 *, 208
Lymnaeidae 62
Lymnaea abyssicola 63
— foreli 63
— peregra 63
— — var. gevsericola 63
— profunda 63
— stagnalis 62, 62 *, 63
Lynceus 303, 305
— brachyurus 303
Lyonsia arenosa 176
Lyonsiella abyssicola 176
Lyonsiidae 96
Lyreidus tridentatus 304
Lyrodus pedicellatus 110
Lysianassa punctata 304
Lysianassidae 382
Lysiosquilla 350, 351, 351 *
— excavathrix 350
— vicina 350
Lysmata seticauda 402

Macoma 103
— balthica 103, 144
— calcarea 103, 144
Macrobrachium 304
Macrocheira 388
Macrochlamys 60
Macrocyclops albidus 320
— fuscus 320
Macrohectopus branickii 379 *, 380, 382
Macroraster matutinus 147 *
Macrostylis 369
Macrothrix hirsuticornis 272, 310
Mactra sulcataria 107, 176
Mactridae 106
Maja squinado 304
Majidae 368, 398
Makrokylindrus 359
Malacolepas conchicola 335
Malacostraca 343
Malleidae 92
Malletia 78
Malletiidae 78
Malleus 92
— malleus 176
Margarites 24, 80
Margaritifera magraritifera 82

Margaritiferidae 82
Marimetridae 170
Marsenia 34
Marseniopsis 34
Marthasterias glacialis 201, 205
Maxillopoda 314
Megabalanus psittacus 338
Megaluropus agilis 304
Meganyctiphanes 387
— norvegica 386, 386 *, 388
Megayoldia 79
— thraciaeformis 144
Meghimatium bilineatum 59
Meinertia 371
Melanella 37
— troglodytes 36 *, 37
Melanellidae 36, 165
Melania 29
— amurensis 29
Melaniidae 29
Melanopsis 39
— acicularis 29
Melibe 48
Mellita longifissa 198, 199 *
Melo amphora 80
Mercenaria mercenaria 105
— stimpsoni 105, 144
Mesidotea 367 *, 369, 371
— entomon 304, 375
Mesocyclops 320, 321 *
— leuckarti 320, 321
Mesocypris terrestris 341
Mesogastropoda 25
Mesonychoteuthis 118, 141
— hamiltoni 141
Mesopodopsis 354
— indica 354
— slabberi 355
Metacrinus 166
— interruptus 166
— nobilis 208
Metridia ochotensis 317
— pacifica 317
Micraspides 346
— calmani 346,* 347
Microcerberidae 376
Microcerberidea 376
Microcharon 304, 373, 375, 376
— halophilus 376
Microcyclops dengizicus 321
Microdeutopus 380
Micromelaniidae 29
Microprotopus 380
Microsetella 322
Microthele 181
— nobilis 181
Middendorffia caprearm 12
Mikadotrochus beyrichii 80
Millericrinida 166
Mitra 17 *
— cruentata 80
— episcopalis 42, 80
— strictica 80
Mitridae 42
Modiolus 89
— adriaticus 144
— modiolus 89, 144
— phaseolinus 89, 144
Moina macrocopa 310 *
— rectirostris 272
Molgulidae 261
Mollusca 5
Molpadia musculus 186, 240
Molpadiidae 186
Molpadonia 173 *, 175, 186
Monascidiae 258
Monodella 364
— argentaria 364, 365
— halophila 364, 365
— relicta 365
— santaecrucis 365
— stygicola 365, 365 *
— texama 365
Monoplacophora 5, 14
Monstrillidae 325, 325 *, 326
Montacutidae 100
Mopalia middendorffii 80
— schrenkii 80
— seta 80
Mucronalia 37
Mulleria 82
Munida 405 *
Munidopsis 410
— polymorpha 410
— rostrata 404
Munneurycope murrayi 360
Munnopsis typica 304
Murex 34
— erinacus 39 *
— ramosus 40
— ternispina 40
Muricidae 40
Musculus 90
— nigra 90, 144
Murex 41 *
— ramosus 80
— scarpio 80
— ternispina 80
Mya 107
— arenaria 107, 176
— truncata 107, 144
Myidae 107
Myina 105
Myopsida 138
Myriotrochidae 187
Myriotrochus 37, 188
— bruuni 187
Mysella 100
Mysidacea 352
Mysina 353
Mysis amblyops 355
— caspia 355
— litoralis 354, 355
— microphthalma 355
— mixta 354, 355
— oculata 354, 355
— relicta 352, 353 *, 354, 355
Mystacocarida 329
Mytilaster 90
— lineatus 90, 106, 144
Mytileina 90
Mytilicola 325, 326 *, 326
Mytilidae 85, 86, 88
Mytilus 67
— edulis 88 *, 89, 144, 176
— galloprovincialis 88 *, 89
— viridis 176
Myxas 63
— glutinosa 63
Myzomenia 13 *

Nannastacidae 359
Nannophiura lagani 224
Nassa 21, 39
Nassariidae 39
Natica vitellus 80
Naticidae 33
Nautilida 127, 128
Nautiloidea 127
Nautilus 125, 127, 128, 176
— pompilius 128 *
Nebalia bipes 345, 345 *
Nebaliopsis 345
— typica 344, 345, 355
Nectocrangon 395
Nematomenia flavens 80
Nematoscelis 386, 387, 388
— atlantica 386 *
Nematotanais mirabilis 360
Neomenia 13 *
Neomysis 356
— integer 354
— vulgaris 354, 355
Neophreatoicus assimilis 304
Neopilina galatheae 14, 14 *
Neotanaidae 360
Nepanthia 207, 207 *
Nephrops norvegicus 368, 389 *
Neptunea 39
— despecta 39, 40 *
Nereilinum murmanicum 233, 235, 239
Nerita spinosa 80
Neritidae 25
Neritina 17 *
Neverita 80
Niphargoides 304

Niphargoides maeoticus 380, 381
— robustoides 382
— sarsi 380, 384
— similis 379 *
Niphargus 380, 382, 385
— orcinus virei 381, 383
Nitocra chelifer 323*
Notocidaris gaussensis 192, 192 *
Notocrinidae 169
Notocrinus virilis 169
Notodromas 343
— monacha 342
Notomyotida 204, 209, 211
Notostomus 304
Notostraca 300
Nucella lapillus 80
Nucinella 81
Nucinellidae 81
Nucula 78
— delphinodonta 79
Nuculana 78, 81
— minuta 81
— pernula 144
Nuculanidae 78
Nuculidae 78
Nudibranchia 47
Nuttallia olivacea 103, 144
Nyctiphanes 387

Ochridocyclops 321
Octacnemidae 281
Octacnemus 280
— bythius 279 *
Octopoda 129, 131
Octopodidae 135
Octopoteuthis 123
Octopus 126, 126 *
— conispadiceus 132
— defilippi 124
— dofleini 116, 125, 132, 133, 176
— vulgaris 132, 176
Ocypode 393, 395
— rotundata 396 *
Ocythoe 125, 134, 135
Odinella nutrix 215
Oedicerotidae 377
Oegophiurida 225
Oegopsida 138, 139
Oikopleura rufescens 268
Oithona 321
— plumifera 304
Oligobrachia dogieli 234 *, 239
— ivanovi 239
— mashikoi 239
Oligobrachiidae 239
Oligotrema 280
Oliva 41
— maura 42 *
— mustelina 80
— nana 21
Olividae 41
Omalonyx 58
Ommastrephes bartrami 139
Ommastrephidae 118, 139
Oncaea 322
— mediterranea 304
Onchidiida 58
Onchidoris 48
— bilamellata 48
— muricata 48
Oneirophanta 184, 185
— alternata 185, 240
Onesia cognata 61
Oniscoidea 376
Oniscus 370, 376
— asellus 374
Onychia carribaea 140
Onychoteuthidae 140
Onychoteuthis banksi 140, 140 *
Ophiacantha bidentata 226, 240
Ophiacanthidae 226
Ophiactis 224
— virens 228
Ophiactidae 228
Ophidiaster granifer 205
Ophiocanopidae 225
Ophiocanops 225
Ophiocistioidea 148
Ophiocoma delicata 227
Ophiocomidae 226
Ophiodaphne materna 223
Ophioderma brevispina 228
Ophiodermatidae 228
Ophioleuce oxycraspedon 230
Ophioleucidae 229
Ophiomastix annulosa 208, 227
Ophiomaza 225
— cacaotica 225, 228
Ophiomyxidae 225
Ophiomyxina 225
Ophionereididae 230
Ophionotus hexactis 223, 229
Ophiopholis aculeata 208, 228, 240
Ophiopleura 229
— borealis 208, 229
Ophiopsila annulosa 226
— arenea 226
Ophioscolex 225
— glacialis 225
— purpureus 225
Ophiosphaera insignis 223
Ophiostriatus striatus 230
Ophiotrichidae 228
Ophiotrichoides pulcherrima 208, 228
Ophiothrix coerulea 208, 228
— fragilis 228
Ophiura 228
— multispina 228
— sarsi 208, 222, 228
Ophiurida 225, 226
Ophiuridae 228
Ophiuroidea 148, 149, 221
Opisthobranchia 43
Opisthoteuthis 136
— depressa 208
Oplophoridae 406
Oppelia 125
Orchestia gammarella 382
Oreasteridae 212
Oregonia gracilis 399 *
Ornitoteuthis 139
Ostracoda 341
Ostrea 67
— adriatica 86
— edulis 86, 144
— sublamellosa 86
— taurica 8, 85 *
Ostreidae 85
Otina otis 61
Oxyurella tenuicaudis 310 *

Pachithyone rubra 178
Pachygrapsus 395
— marmoratus 304
Pacifastacus leniusculus 368
Paelopatides 180, 183
— solea 183, 272
Pagurapseudes 360
— burgoensis 363
Pagurapseudidae 360
Pagurolepas conchicola 335
Paguropsis typica 400
Pagurus 368
— acadianus 397
— armatus 401
— arrosor 400, 400 *
— bernhardus 389 *, 400 *
— cavimanus 401
— ochotensis 401, 401 *
— pectinatus 368
— prideauxi 397, 400, 401
— pubescens 368, 398 *
Paladilhia 27
Palaemon 390, 393, 394, 395, 404
— adspersus 404
— elegans 304, 404
Palaemonetes 393
Palaemonidae 410
Palaeoctopus newbaldi 127
Palinurus 405
— inflatus 368
— vulgaris 368
Pallasea bicornis 304
Pancarida 364
Pandalidae 402, 406, 412

Pandalina brevirostris 405
Pandalus 394, 412
— borealis 389 *, 402, 404
— latirostris 304, 368, 402, 404
Pandora 97
— glacialis 176
Pandoridae 96
Pannychia moseleyi 185, 240
— — mollis 185
— — vergulifera 185
Panopea japonica 176
Panoploea bicornis 304
Pantopoda 214
Papyridea spinosa 144
Parabathynella caparti 348
Parablastoidea 148
Paracaudina ransonetii 186
Paracentrotus lividus 197, 217
Paracrinoidea 148
Paracucumaria tricolor 177, 208
Paracucumidae 180
Paracucumis antarctica 180
Paracyamus boopis 377 *
Paracyclops 321 *
Paracyphocaris 379
Paragnathia 373
Paraleptotastacus brevicaudatus 323 *
Paralithodes brevipes 368
— camtschatica 368, 410
Paramblyops 355
Paramysis baeri 354, 355
— intermedia 355, 356
— lacustris 355, 356
— loxolepis 355
— ullskyi 355
Paranaspides 346
— lacustris 346 *
Parapenaeopsis longirostris 404
Parascothorax 331
Parastacidae 405, 408
Parastenocaris 322
Parastygocaris 349 *
— andina 349
Parenteroxenos dogeli 177
Pareuchaeta 317, 318 *
Parmacella ibera 56
Parmacellidae 59
Paroriza 180
— grevei 180
Patella 17, 17 *, 18, 23
— algira 23 *
— granularis 80
— pellucida 24
— tarentina 24
— vulgata 24
Patellidae 22, 23
Patinopecten yessoensis 67, 93 *, 94, 144, 176
Patiria pectinifera 202, 212, 240
Paxillosida 207, 209, 210
Pecten 92
— jacobeus 94, 218 *
— maximus 94, 144
Pectinidae 92
Pectinina 92
Pelagothuria natatrix 185, 240
Pelagothuriidae 175, 185
Pelmatozoa 146, 162
Peltodoris atromaculata 144
Peltogaster 341, 372
Peltogatrella 341
Penaeidae 391, 392, 395, 403, 405
Penaeopsis dobsoni 405
Penaeus 393
— carinatus 405
— japonicus 304
— plebejus 405
— trisulcatus 404
Penella balaenoptera 327
Peniagone 184
— lugubris 184, 240
Penicillus 97
Penitella penita 109, 176
Pentacrinus europeus 165
Pentathyone mirabilis 208
Peracarida 352, 364
Perforatella 60
— bidens 144
Periploma fragilis 176
— margaritaceum 96
Periplomatidae 96
Perischoechinacea 193
Perischoechinoidea 161
Peronidia lutea 108, 144
Perotrocha 80
Petalophthalmina 353
Petalophthalmus 355
Petrarca bathyactidis 332
Petricola lithophaga 105, 144
Petricolidae 105
Phalium strigatum 80
Phallusia mammillata 272
Phanerozonia 209, 220
Pharaonella perieri 103, 176
Philine 46
— lima 46, 46 *
Philomedes globosus 343
Philomycidae 59
Philomycus bilineatus 144
Phoenna spinifera 304
Pholadidae 108
Pholadina 108
Pholadomyida 96
Pholas 108 *
— dactylus 108, 176
Photidae 380
Phragmoteuthidae 127
Phreatoicidea 366, 369, 370, 376, 376*
Phrixemetra 169
— longipinna 169
— nutrix 165 *, 169
Phronima 377, 382
Phrynophiurida 225
Phyllacanthus imperialis 194, 209
Phyllirrhoe 49, 50
Phyllirrhoidae 49
Phyllophoridae 179
Phyllophorus 179
— urna 179
Phyllopoda 300
Physa 61
— acuta 61
— fontinalis 61, 62 *
Physidae 61
Pickfordiateuthidae 138
Pickfordiateuthis pulchella 138
Pinaxodes chilensis 197
Pinctada 90
— margaritifera 90, 176
Pinna 91
Pinnidae 91
Pinnixa chaetopteriana 398 *
Pinnotheres boninensis 304
Pinnotheridae 397, 398, 402
Pirostremma spinosum 263, 264 *
Pisaster brevispinus 217
— ochraceus 219
Pisidiidae 98
Pisidium 99
— amnicum 98 *
Pitar dione 104, 176
Placiphorella stimpsoni 80
— uschacovi 80
Placopecten magellanicus 94
Placothuria huttoni 180
Placothuriidae 180
Placuna placenta 96
Placunidae 96
Planctosphaera pelagica 246
Planctosphaeroidea 246
Planes minutus 393
Planorbarius corneus 64, 64 *
Planorbidae 63, 64
Planorbis leucostoma 64
— planorbis 64
— rossmaessleri 64
— vortex 64
Platyasterida 209, 209 *
Platycrinus symmetricus 147 *
Pleurobranchus 46
— testudinalis 46, 47 *
— tuberculatus 80
— filitextus 147 *
Pleurotomaria 21
Pleurotomariidae 21, 80
Pododesmus macrochisma 96, 144
Podosphaeraster 202, 211

Podosphaeraster polyplax 202*
Pogonophora 231
Pollicipes mitella 304
— pollicipes 338
Polybrachia 233, 239
— annulata 238 *, 239
Polybrachiidae 233 *, 239
Polychaeta 232
Polydectus 399
Polyphemus rediculus 272
Polyplacophora 5, 9
Pontella mediterranea 304
Pontellina mediterranea 316
Pontocypris 343
Pontoniinae 398
Pontoporeia 384
— affinis 380
Porcellana 395, 405
— longicornis 368
Porcellanaster 201, 210 *
Porcellanasteridae 201, 209, 210, 210 *
Porcellanidae 397
Porcellio 370, 374, 376
— scaber 304, 367 *
Poromya granulata 176
Poromyidae 112
Porpita 33
Portlandia 79
— aestuariorum 79, 81 *
— arctica 67, 79, 81 *
— — portlandica 81 *
— — siliqua 81 *
Portunidae 391, 392
Portunion 372 *, 373
Portunus 402
— trituberculatus 404
Potamocorbula amurensis 176
Potamonidae 405, 410
Pourtalesia tanneri 200, 272
Pourtalesiidae 200
Praunus 354, 355
— flexuosus 354 *, 355
Procaris 410
Proechinoecus dimorphicus 197
Proisocrinus ruberrimus 166
Proneomenia sluiteri 13
— thulensis 13
Propeamussiidae 92
Propeamussius 94
— groenlandicus 94, 144
Propyrosoma vitjasi 263, 274, 275
Prosoponidae 406
Prostomia 258
Protobalanus koeleri 246 *
Protobranchia 20, 66, 78, 144
Protoreaster nodosus 208, 212
Protothaca 217
— euglypta 144
Pretracheoniscus 367
— birsteini 367
Psammaspides williamsi 347
Psammechinus miliaris 191, 196
Psammobiidae (Sanguinolariidae, Gariidae, Asaphidae) 102, 103
Pseudoancylastrum 64
— dybowskii 64 *
Pseudanodonta 84
— anatina 84
Pseudanodontinae 84
Pseudocuma cercaroides 359
— longicornis 358, 359 *
Pseudocumidae 357, 359
Pseudomma 352
Pseudomulleria 82
Pseudophytina muris 100
— rugifera 100 *
Pseudostichopus 184
— trachus 184
Psilaster pectinatus 333
Psiloteredo megotara 111
Psolidae 179
Psolidium 179, 180
Psolus 179
— antarcticus 179
— chitonoides 179, 240
— ephippifer 180, 272
— phantapus 179, 240
— valvatus 180
Psychocidaridae 194
Psychropotes 184
— kerhervei 240
— raripes 184, 272
Psychropotidae 184
Ptarula talniata 19
Pteraster 214, 240
— obscurus 214, 272
— tesselatus 214
Pterastericola fedotovi 214
Pterasteridae 201, 207, 214
Pteria 90
Pteriina 90
Pterobranchia 246
Pteroceras 35
Pterocyclus 26
Pterometra pulcherrima 208
Pteropoda 49
Pterosoma 32
Pterotrachea 31, 32, 33 *
Pterotracheidae 31, 32
Pterygioteuthis 139
Ptychodera 246 *, 248, 250, 251
— erythraea 249
— flava 249
— lava 245
Pugettia quadridens 368
— quadrifrons 304
Pulmonata 52
Punctidae 58
Punctum pygmaeum 58
Puncturella noachina 16 *, 22
Pupilla muscorum 58, 144
Pupillidae 57, 58
Pustulosida 209
Pycnopodia 202
— helianthoides 219, 240
Pyrosoma 272
— ambulata 275
— atlanticum 283
— benthica 284
— fixata 275
Pyrosomata (Salpaeformis) 258
Pyrosomida (Luciae) 258
Pyura discoveryi 272
— setosa 272

Radix auricularia 62, 63 *
— ovata 62, 63 *
— peregra 63 *, 64
Randallia eburnea 304
Rapana 19
— thomasiana 40, 80
Regularia 193
Remipedia 312
Retusa pertenuis 46 *
Rhabdonectes armatus 379 *
Rhabdopleura 252, 252 *, 253, 253 *
Rhipidiocystis baltica 147 *
Rhithropanopeus 368
— harrisi 408, 409 *
Rhizocephala 339
Rhizocrinus lofotensis 167, 167 *
Rhopalodina 180
Rhopalodinidae 180
Rhopalodinopsis 180
— capensis 180, 240
Rhopalomenia aglaopheniae 13 *
Riftia pachyptila 233, 234, 237, 241, 272
Riftiidae 241
Rissoa costata 27 *
Rissoidae 27
Rombifera 148
Rossia 130
— glaucopis 131 *, 176
— moelleri 131
Rotula orbiculus 198, 208
Ruditapes philippinarum 104, 144

Sabellitida 234
Sabellitides 234
Saccoglossa 51
Saccoglossus kowalevskii 248
— mereschkowskii 249, 251
— otagoensis 252
— pusillus 246 *, 249

Sacculina 339, 372
— carcini 340 *
Sagartia parasitica 401
Sagitta bruuni 243 *
Salenia 195
— pattersoni 195
Saleniidae 195
Salenocidaris 195
— miliaris 195
Salpa fusiformis 282, 285
— gerlachei 282
— maxima 272
— thompsoni 282
Salpae (Desmomyaria) 258
Salpaeformes (Pyrosomata) 258
Sandersiella bathyalis 313
Sanguinolariidae (Psammobiidae, Gariidae, Asaphidae) 103
Sapphirina 321
— ovatolanceolata 304
Sarcobotrylloides racemosum 272
Sarcophaga 61
Saxidomus 217
— nuttallii 105
— purpuratus 105, 144
Scalpellidae 336, 337, 338
Scaphander 46
Scaphechinus 198
— griseus 199
Scapholeberis 342
— mucronata 307
Scaphopoda 5, 113
Schizasteridae 200
Schizocardium brasiliense 246 *
Schizochiton 11
Schizothaerus keenae 176
Sclerocrangon ferox 405
— salebrosa 304
— zenkevitchi 405
Sclerodactyla briareus 178
Sclerodactylidae 178
Sclerolinidae 239
Sclerolinum 233*, 234, 239
— brattstromi 234, 239
— javanicum 234
— sibogae 239
Scotia audax 341
Scotoplanes 184, 185
— murrayi 185, 272
Scutellidae 198
Semibalanus 337
— balanoides 335, 336
Sepia 119, 125, 126, 126 *, 176
— confusa 130
— faurei 130
— latimanus 130
— officinalis 129, 176
— pharaonis 130
— pulchra 130
— robsoni 130
Sepiadariidae 130, 131
Sepiida 129
Sepiola 119, 125
— birostrata 123
Sepiolidae 130
Sepioteuthis 138, 139
Septibranchia 78, 111, 176
Sergestes ·407 *
— arcticus 405
— corniculum 407 *
— cornutus 368
Sergestidae 391, 392, 404, 406
Serolidae 367, 369
Serolis 304
Serripes groenlandicus 79 *, 102, 144, 176
Sesarma meinerti 393
Siboglinidae 239
Siboglinoides 239
Siboglinum 232, 234, 235, 239
— caulleryi 233, 239
— fedotovi 238 *
— fiordicum 238 *
— hyperboreum 233
— minutum 234
— weberi 231
Sicyonia carinata 403, 403 *
Sida 306, 307 *, 310
— crystallina 272, 307
Sigaretus 34
Siliqua alta 176
Siliquaria cumingi 80
Simocephalus 307
— vetulus 272
Sinanodonta 84
— woodiana 84
Sinelobus stanfordi 361, 362 *
Siphonariidae 61
Siphonobrachia 239
Siphonodentalium lafotense 113 *
— vitreum 114
Siriella jaltensis 355
Situla 259, 281
— pelliculosa 281, 281 *
Solariella 24
Solaster 330
— endeca 214, 240
— pacificus 240
Solasteridae 214
Solemya 81
— borealis 176
Solemyida 81
Solen grandis 176
— vagina 105
Solenidae 105
Solenogastres 5, 12, 14
Soleolifera 58
Solidobalanus cariosus 337
— hesperius 337
Somasteroidea 148
Sorbera 280
Spadella cephaloptera 243 *
Spatangidae 200
Spatangoida 199
Spatangus purpureus 200
Spelaeogriphacea 364
Spelaeogriphus 364
— lepidops 364, 365 *
Speleonectes 312, 312 *
Spengelia 248, 250
Speocyclops 321
Speodiaptomus birsteini 319
Speonebalia cannoni 345
Sperosoma biseriatum 193
Sphaerasteridae 202 *, 209, 211
Sphaerechinus granularis 198
Sphaerium corneum 98 *
— rivicola 98
Sphaeroma 369, 370, 374
— rugicauda 374
— serratum 304
Sphaeromatidae 367, 373, 375
Sphyrapus 360
Spinulosa 209
Spinulosida 209, 213
Spirobrachia 241
— beklemischevi 238 *
— grandis 234, 241
Spirobrachiidae 241
Spirula 131
— spirula 131
Spirulidae 131
Spirulina 131
Spisula sachalinensis 67, 107, 176
— solidissima 107
— voyi 107, 176
Spondylidae 92
Spondylus pictorum 176
Spondicola 398
Squilla empusa 350
— mantis 350, 351
— oratoria 351, 351 *
Stagnicola palustris 62, 63 *, 64
Stenasellus 375
Stenoglossa 38
Stenopus hispidus 304
Stephanometra spicata 170, 208
Stereocidaris nutrix 191
Stereoderma imbricata 178
— lamperti 178
— lubrica 177
Sthenoteuthis 139
— oualaniensis 139
— pteropus 139
Stichopodidae 182
Stichopus chloronotus 182, 208
— japonicus 171, 182, 240

Stichopus variegatus 182
Stilifer 37
— brychius 37, 37 *
— celebensis 37 *
Stirodonta 194, 195
Stomatopoda 349
Storthyngura herculea 304
Strombidae 35
Strombus 35
— aurisdianae 80
— gigas 21, 80
Strongylocentrotidae 196
Strongylocentrotus 192, 196, 240
— droebachiensis 192, 196, 208
— franciscanus 196
— intermedius 192, 196, 240
— nudus 196, 240
— purpuratus 196, 240
Strophocheilus popelairianus 60 *, 61
Styela clavata 272
— plicata 272
— rustica 272
Stygasellus 375
Stygiomysidae 356
Stygiomysina 353, 356
Stygiomysis 356
Stygocaridacea 346, 348
Stygocaris 349
— gemezmillasi 349
Stylocheiron 386, 387
Stylocidaris affinis 194, 208
Stylommatophora 53, 56
Stylophora 146
Styracaster 210, 210 *
— horridus 272
Succinea 57, 58
— altaica 58
— oblonga 58
— putris 58, 58 *, 144
Succineida 54
Sunetta meroe 176
Swiftopecten swifti 94, 176
Sycozoa umbellata 272
Synagoga 332
— metacrinicola 331
— mira 331
— sandersi 333
Synagogidae 331, 333
Synallactidae 183
Synalpheus 398
Synapseudes 360
— acroporae 360
— carinatoides 361
— menziesi 360
Synapta maculata 187
Synaptidae 187
Synaptula hydriformis 187, 240
Synascidiae 258
Synurella 385
Systellaspis 407, 407 *

Taeniogirus cidaridis 187
Talitridae 377, 379, 382, 383
Taminia 54
Tanaidacea 359
Tanais dulongii 362
— grimaldii 360, 361
Tanzanapseudes elegans 361
— langi 361
— longiseta 361, 363
Taonius 141
Tapes 67
Tectibranchia 44
Tecturidae 22, 24
Tellinidae 102
Tellinoidea 102
Temnopleuridae 198
Temnopleurus reevesii 198
Tenagodus 31
Terebra 42
— subulata 80
Terebridae 42
Teredinidae 108
Teredo 109, 111 *
— navalis 110, 111
— utriculus 110
Tessarobrachion 388
Testacella maugei 59 *
Testacellidae 55, 58
Testaria 5
Testudinalia tessellata 24, 80
Tethya 256
Tethys 48
— fimbria 48
— leporina 48
Teuthida 129, 137
Thais 397
Thalia 272
— democratica 272, 282
— longicaudata 283
Thaliacea 258
Thatcheria mirabillis 80
Theba fruticola 144
Thecanephria 238, 239
Thecosomata 50
Thelenota ananas 182
Theodoxus fluviatilis 25, 25 *
— pallasi 25, 25 *
— transversalis 25 *
Thermobathynella adami 348
— amyxi 348
Thermosbaena 364
— mirabilis 365, 365 *
Thermosbaenacea 352, 364
Thetis vagina 264
Thompsonia 341
Thoracica 334
Thracia myopsis 176
Thraciidae 96
Thyasiridae 99
Thyca 30
Thyonepsolus 179, 180
— nutriens 180
Thyonidium pellucidum 179
Thyrophorella 54
Thysanoessa 387
— inermis 387
— longicaudata 387
— longipes 388
— raschii 386 *, 387, 388 *
Thysanopoda 388
Thysanoteuthis rhombus 140
Tiphobia 29
— horei 30 *
Todarodes 138 *
— angolensis 139
— pacificus 139, 176
— saggittatus 139
Tonicella granulata 80
— marmorea 12, 80
Tonna 36, 36 *
Tonnidae 36
Toxopneustes pileolus 190, 198, 208
Toxopneustidae 197
Tracheata 292
Tracheopulmonata 58
Trachycardium 101
— flavum 144
Trachydermon 11
— albus 12
— ruber 12
Trachypenaeus constrictus 368
Trachythyone elongata 178, 240
Tremoctopus 124, 134, 135
Trichoniscus 373
— elisabethae 373
— provisorius 373
Tridacna crocea 101 *, 101
— gigas 100
— maxima 176
Tridacnidae 100
Trigonochlamydidae 55, 59
Trigonochlamys imitatrix 144
Triops 302
— cancriformis 302, 302 *
Tripetosa lampos 339 *
Triphora 35
Tripneustes ventricosus 197
Tritia reticulata 39, 41 *
Tritonia primorjensis 144
Trochidae 24
Trochocystites bohemicus 147 *
Trochostoma arcticum 186, 208
Trochus 21, 24
— adriaticus 24
— niloticus 24, 80

— occidentalis 24
Troglocaris anophthalmus 304, 394, 410
Troglomysis vjeternicensis 356
Troglolestes 59 *
— sokolovi 59
Trophodiscus 207, 211
— uber 272
Trophonopsis breviata 40
Tropiometra carinata 168
Tubicinella 336
Tumulosida 202 *, 209, 211
Tunicata (Urochordata) 256, 257
Turanena martensiana 59
Turbinidae 25
Turbo 25
— olearius 25
Turitella terebra cerea 80
Typhlocirolana 375
Typhlosphaeroma 375

Uca 397 *, 407
— annulipes 408 *
— batuenta 393
— beebi 393
— marionis 408 *
— pugilator 394
— pugnax 394
Udonella 327 *
Ulophysema 332
Umbraculum mediterraneum 80
Umbrella botanicum 46
— mediterranea 47 *
Unio 83
— pictorum 83, 83 *
— tumidus 83, 83 *
Unionida 82
Unionidae 83
Urasterias linckii 208, 240
Urochordata (Tunicata) 256
Urosalpinx cinerea 41
Uroteuthis 138

Vallonia 58
— costata 144
Valvata 29
— cristata 29, 29 *
— piscinalis 29
— — v. fluviatilis 29 *
Valvatida 205, 207, 209, 211
Valvatidae 29
Valvifera 367, 371
Vampyromorpha 129, 137
Vampyroteuthis infernalis 118, 137, 208
Vanyellidae 180
Velella 33
Velesunio ambiguus 65
Velutina 34
Venerida 100
Veneridae 104
Venerina 103
Venerupis 67
— discrepans 105
— rugatum 105, 144
Venus casina 144
Vermetidae 30
Vermetus 31
— lumbricalis 31 *
Verruca stromia 304
Verrucomorpha 335
Vertebrata 257
Verticordiidae 111
Vertigo 58
Vesicomyidae 112
Viguierella coeca 322
Vitjazaster 210 *
Vitjaziana gurjanovae 384
Viviparidae 28
Viviparus 28
— contectus 28, 28 *
— ussuriensis 28
— viviparus 16 *, 28
Volchovia volborthi 147 *
Volvo volvo 80

Willeya 249

Xenobalanus globicipitis 304
Xenophora 31
Xenophoridae 31
Xenopleura vivipara 249
Xeropicta 57, 60
Xylophaga 109
— grevei 109, 109 *
Xyloplax medusiformis 220, 221 *

Yoldia 79
— hyperborea 144
— scissurata 144
Ypsilothuria bitentaculata 180, 272
Ypsilothuriidae 180

Zachsia 110
— zenkewitchi 111
Zebrina 54, 59
— cylindrica 144
Zenkevitchia 385
Zenkevitchiana 239
— longissima 234, 239
Zirfaea crispata 67, 108, 176
— pilsbryi 109, 176
Zonitidae 59
Zonitoides 58
Zoroasteridae 209, 214
Zorocallida 209, 214
Zospeum spelaeum 61

Автотомия (самокалечение) 124, 163, 212, 402
Аддуктор (мускул-замыкатель) 69 *, 70, 71 *
Аккомодация 117
Акрон 329
Амбулакральные бороздки 163, 203
— каналы 149, 149 *
— ножки 149, 149 *, 163, 201, 201 *, 222, 240
— пластинки 188, 189 *
— поры 149, 188
— ряды 188, 189 *
Амбулакры (радиусы) 150
Амебоциты 74
Ампулы 149, 149 *
Анабиоз 383
Антеннулы — см. Антенны передние
Антенны 294
— задние 294, 314, 349, 366, 390
— передние (антеннулы) 294, 314, 349, 390
Антизоэа 351, 351 *
Анус (отверстие анальное) 7, 53, 172, 242
Апикальное поле 188, 189 *
Апикальный полюс 188
Апофиз 108, 109 *
Аппарат дыхательный 366
— жаберный 247
— копулятивный (совокупительный) 343, 346, 350, 392
— половой 53
— щупальцевый 297
«Аристотелев фонарь» 189, 190 *
Астаксантин 393
Асцидиозооид 261, 262, 263
Аурикулярия 156, 157 *, 174

Бивиум 171
Биокристаллы 151
Биологические часы 384, 394
Биолюминесценция 122
Бипиннария 157, 157 *, 205, 206 *, 209
Биссусные нити (биссус) 66, 71
Бластозооид 271, 278, 278 *
Бластопор (рот первичный) 156, 258
Бластула 156
Брахиолярия 206, 206 *
Брачная игра 55
Брачный наряд 358, 359 *
— танец 362, 362 *
Брюшко 287, 294, 343
Бурса (сумка выводковая) 154, 223

Велигер (парусник) 7, 18, 35 *
— двустворчатых 76, 76 *
Велум (парус) 8
— двустворчатых 76, 77 *
Ветви фуркальные 313, 315
Вилочка (фурка) 297
Вода метаболическая 289
Воронка (сифон) головоногих 115, 115 *
Воротничок 245, 246 *, 247, 252, 252 *
Выводковая сумка (камера) 207, 295, 358, 378

Гастрозооиды 277, 277 *
Гастролиты 406
Гаструла 156
Гектокотиль 116, 125
Гемоглобин 236, 294
Гемолимфа 74, 288
Гемоцианин 116, 288, 294
Гермафродитизм 13, 205, 223, 268, 295, 336, 362, 402
— протерандрический 205, 372, 402
Гетероморфоз 402
Гиподерма 287
Гипостракум 6
Гладиус 114, 137
Глаз(ок) науплиальный 294, 314, 335
Глаза брюхоногих 16
— головоногих 115, 117, 117 *
— — закрытые 138
— двустворчатых 75
— жаберные 75
— иглокожих 152, 205
— мантийные 76
— моллюсков 6
— панцирных 10
— простые 289
— ракообразных 294
— сложные (фасеточные) 289, 290 *, 349
— стебельчатые 126, 349, 385, 386, 390
— телескопические 129
— фасеточные — см. сложные
— членистоногих 289
— щетинкочелюстных 242, 243 *
Глазки (омматидии) 289
Глазные лопасти 360
— пятна 378
— стебельки 309, 402, 406
— ямки 152, 152 *
Глаукотоэ 368, 404
Глотка головоногих 115 *, 116
— иглокожих 156
— моллюсков 7
— моноплакофор 14
— оболочников 259, 259 *, 263, 263 *, 265, 265 *, 266
— полухордовых 247
Глохидий 77, 82
Голова брюхоногих 16, 16 *
— головоногих 114
— моллюсков 5, 75
— панцирных 9
— ракообразных 294, 312, 390
— членистоногих 287
Головная лопасть 233 *, 234, 234 *
Голотуриин 182
Гонозооиды 277, 277 *
Грудь 287, 294, 343

Деление иглокожих 207, 207 *, 271
— полухордовых 249
— поперечное 223, 271
Дивертикулы 74
Диморфизм половой 223, 363, 372, 382
Диплеврула 156
Диски иглокожих 201, 222
Долиолярия 157, 157 *, 165, 165 *, 174
Домики оболочников 267, 267 *
— полухордовых 253
Дыхальце 288
Дыхание кожное 7

«Жаберная беременность» 76
Жаберная полость 391
Жабры брюхоногих 16

— вторичные 7, 22, 23 *, 43
— головоногих 115 *, 116
— двустворчатых 71, 72 *, 73 *
— кожные (папулы) 155, 188
— моллюсков 5
— моноплакофор 14
— панцирных 9
— перистомальные 155
— ракообразных 294, 315, 390, 391
— членистоногих 287
Жвалы (мандибулы) 294, 314, 315 *, 391
Железа биссусная 71
— гипобранхиальная (слизистая) 5, 40
Железы андрогенные 382
— антеннальные 295
— кожные 320
— максиллярные 295
— пищеварительные 7, 74
— прядильные 361
— слизистые 52, 55
— слюнные 7
— цементные 380
— ядовитые 190
Желудок брюхоногих 16
— головоногих 116
— двустворчатых 71 *, 73
— иглокожих 156, 201 *, 204
— моллюсков 7
— оболочников 260, 264, 265, 266
— ракообразных 295
Жемчуг 68, 90
—, выращивание 68
—, образование 68
Живорождение (живородящие) 10, 17, 56, 98, 125, 169, 214. 249, 292, 373
Животные вторичноротые 156, 258
— двустороннесимметричные 245, 286
— первичноротые 258
— пойкилосмотические 201
Жидкость полостная 154, 155

Забота о потомстве 158. 174, 207, 223
— — моллюсков 30, 132
Завиток 15, 15 *
Замок двустворчатых 66, 69
— ракушковых 341
Зооиды 262, 263 *
Зоэа 368, 404, 405 *

Икра моллюсков 10
— морских ежей 191
Интерамбулакры 150
Интеррадиусы 150. 210
Инстинкт 291
Ирридиоцисты 122

Калиптопис 387, 388 *
Калямус 125
Канал аборальный кольцевой 149, 149 *
— каменистый 149, 149 *
— кольцевой 149
Каналы радиальные 149, 149 *
Каннибализм 118, 216
Капюшон 242, 243 *
Карапакс (щит головогрудной) 294, 328, 390
Кастрация паразитарная 332, 340
Кентрогон 340, 340 *
Кинезис 291
Кишечник иглокожих 155, 155 *
— моллюсков 7
— погонофор 231
— полухордовых 247
Кладка яиц 140
Клаузилий 52
Клешня 378, 390, 391
Клоака 155 *, 156, 172, 260, 265
Клубочек 248
Клюв головоногих 115 *, 116, 120
— (рострум) ракообразных 314, 390
Кожа 55, 150, 243
Колонии оболочников 258, 262, 262 *, 263 *, 264
— полухордовых 253, 253*, 254 *
Комменсалы 99, 100 *, 159, 187, 214, 341
Конвергенция (сходство конвергентное) 231
Конхиолин 69, 91
Копуляция 110, 303, 303 *, 383 *
Кормидий 273
Кормилка 277, 277 *, 278
Криптонисциум 372 *, 373
Кристаллический стебелек 71 *, 73, 74
Кровеносная система головоногих 116
— — замкнутая 247
— — двустворчатых 74
— — иглокожих 153, 153 *
— — моллюсков 7
— — погонофор 236
— — полухордовых 247
— — членистоногих 288
Кровеносные лакуны 7, 247
Крышечка (оперкулюм) 16, 25, 32
Ктенидии (жабры) 7, 16, 16 *, 20
— двустворчатых 72, 72 *
— моллюсков 7, 43
Кутикула 287
Кутис 150

Лакун система 7
Легкие 53, 288, 392, 392 *
— водные 155, 155 *, 172
Лигамент 69, 69 *, 70
Лигула 125
Линька 289, 294
Личинка брюхоногих 17
— голотурий 174
— двустворчатых 76, 77 *
— иглокожих 157, 157 *
— моллюсков 7
— морских ежей 191
— — звезд 205
— — лилий 165
— оболочников 257, 269, 270 *, 275
— офиур 223
— погонофор 236, 238 *
— полухордовых 245, 248, 249 *
— ракообразных 295, 368
— — аскоторацидная 331 *, 332
— — копеподитная 327, 327 *
— — циприсовидная 334, 334 *
— членистоногих 292
Личинки лецитотрофные 157, 206
— планктотрофные 157, 207
Лучи морских звезд 201
— — лилий 162
«Любовная игра» 53
«Любовные стрелы» 53, 55

Мадрепорит (пластинка мадрепоровая) 149, 149 *, 188, 189 *
Максиллы (челюсти) 294
Мандибулы (жвалы) 294
Мантия 14, 23 *, 115 *, 129, 132, 259, 333
Мантийный комплекс органов 5
Марзупии (камеры выводковые) 77, 82
Мегалопа 368. 404
Мезоподиум 20. 32
Мембрана супрадорсальная 214
Мерцательная петля 242, 243, 243 *
Мерцательное поле 50
Метагенез 279
Метазоэа 404
Метамерия 5, 8
Метаморфоз иглокожих 166
— моллюсков 18
— оболочников 266
— полухордовых 248
— членистоногих 289, 314
Метанауплиус 272, 302, 303 *, 313, 332, 388 *, 404
Метаподиум 20. 32
Мешок внутренностный 115 *
— — брюхоногих 15
— — моллюсков 5
— — моноплакофор 14
— почечный 261
— яйцевой 297. 317
Мидиевые банки 89

Миграции вертикальные 317, 318 *, 355
— горизонтальные 355
— онтогенетические 355
— сезонные 318, 386
— суточные 386
Мизис 404
Микронисциум 373.
Мицетом 124
Мозг 115 *, 117
— головной 291
Мускулы (мышцы)-замыкатели 69, 303, 303 *, 341, 343
— -протракторы 177
— -ретракторы 177
Мутуализм 400

Науплиус 295, 297, 297 *, 316, 324 *, 368, 388 *
Неотения 269
Нервное кольцо 151
— — окологлоточное 151
Нервные комиссуры 17
— стволы 20, 248
— узлы 17
Нерест 17, 76, 176
Нефроциты 261
Нога 5
— бороздчатобрюхих 12
— брюхоногих 16, 20, 70, 70 *
— двустворчатых 69 *, 70, 71 *
— моллюсков 5, 43
— моноплакофор 14
— панцирных 9
Нога (конечность) ракообразных 294, 312, 313 *, 314, 343, 366
Ноги ловчие 386
Ногочелюсти 294, 315, 329, 344, 350, 390, 391
Ножки (конечности) брюшные 294, 350, 366, 367 *, 392
— грудные 294, 295, 296, 296 *, 315, 391
Нотохорд (стомохорд) 245, 246 *, 247, 252
Нотум 47

Окраска покровительственная 11
Омматидии (глазки) 289
Оозооиды 273, 277
Оостегиты 353
Оперкулюм (крышечка) 32
Описторхоз 28
Оплодотворение внешнее (наружное) 125
— внутреннее 17, 125, 292
— головоногих 125
— моллюсков 17
— наружное 125, 291
— наружно-внутреннее 243, 292
Оплодотворение оболочников 268
— полухордовых 248
Орган кеберов 69 *, 71 *, 75
— копулятивный 295
— нидхемов 116, 125
— осевой 153, 153 *, 154
— совокупительный 392
Органы боянусовы (почки) 75
— вкуса 118, 153, 349
— внутренней секреции 390, 390 *
— выделения 7, 75, 116, 236, 261, 295
— гребневидные 210, 210 *
— зрения 7, 75
— кювьеровы 172
— обоняния 118, 153, 390
— осязания 17, 290, 390
— Песта 407
— пищеварения 155
— равновесия (статоцисты) 33, 33 *, 53, 290
— светящиеся (фотофоры) 123, 264
— совокупительные 367
— статические 153
— стридуляционные 290
— химического чувства (осфрадии) 5, 17, 76, 349, 390
— чувств 118, 152, 152 *, 248
Осевой комплекс органов 154
Оскулум (устье) 214
Остракум 6
Осфрадий 5, 7, 39, 42, 76
Осязание 118
Отверстие анальное 5, 9, 14, 16, 188, 204, 252, 247
— половое 5, 16
— ротовое 7, 9, 116
Отдел брюшной (плеон) 294, 315, 360, 366, 378, 392
— головной 242
— грудной 294, 315, 366, 390
— пищеварительный 264
— туловищный 242
— хвостовой 242
Отолит 152 *, 153
Отоцисты 152 *, 153
Офиоплутеус 157, 157 *, 223

Паксиллы 203, 203 *, 204 *
Палетки 109, 109 *
Панцирь (скорлупа) иглокожих 188, 189 *
— членистоногих 287, 289
Папиллы (сосочки) головоногих 118
— погонофор 233 *, 235
Папулы (кожные жабры) 203, 203 *
Паразитические ракообразные 325, 325 *, 327, 331, 333, 339, 371, 372 *
Параподии 43
Партеногенез (партеногенетическое размножение) 291, 295, 324, 372, 373
Парус 8, 76
Парусник (велигер) 7, 18, 35 *
Педицеллярии 151, 189, 203, 204 *
— гребенчатые 151, 204 *
— двустворчатые 151
— змееголовые (офицефальные) 189, 190 *
— пучковидные 204 *
— скрещенные 204*
— трезубые (тридентные) 189, 190 *
— трилистные (трифильные) 189, 190 *
— шароносные (глобиферные) 189, 190 *
— ядовитые 190
Пенис 335 *, 336, 339 *
Пентакринус 157, 165, 165 *
Пентактула 174
Перикард (околосердечная сумка) 7, 74, 236
Периостракум 6, 15, 69
Перипрокт 188
Перистом (ротовое поле) 188, 204
Петазма 387
Петалоиды 191, 198
Печень 7, 9, 53, 116
Пиннулы 163, 164 *, 165 *, 233 *
Пищеварение внутриклеточное 156
— наружное 132, 220, 237
Пищевод 7, 71 *, 73, 260, 295
Плавники 114, 131, 243 *
Пластинка глазная 188
— мадрепоровая (мадрепорит) 149, 149 *, 154, 201, 203
— половая (генитальная) 188
— радиальная 162, 164 *
Пластинки амбулакральные 188
— брахиальные 163
— интерамбулакральные 188
— маргинальные 203
— ротовые 188
— скелетные 202, 246 *
Пластрон (щит) 191
Плеоподы 360, 386, 392
Плеотельсон 360, 364, 366, 367 *
Пневмостом 53, 55
Подклешня 349, 366, 378, 390
Подошва асцидий 258, 259
— брюхоногих 16, 20
Полиплоидия (полиплоиды) 299, 409
Полость атриальная (околожаберная, или перибранхиальная) 260
— жаберная 391, 392 *
— легочная 53, 53 *
— мантийная 5, 16, 43, 65

— околожаберная — см. атриальная
— перикардиальная 7
— тела вторичная (целом) 5, 7, 150, 236
— экстрапаллиальная 5
Пора 149
— половая 246 *
— слезная 138
Почкование мантийное 273
— паллеальное 271, 273
— пилорическое 271
— постабдоминальное 271
— сосудистое 271
— столониальное 271, 273
Праница 369, 371, 372 *
Превращение сложное (метаморфоз) 248, 292
Придатки пилорические (печеночные) 204
— щупальцевидные 6
Прикрепительный сосочек (папилла) 235, 235 *
Присоски головоногих 115, 115 *, 129, 132
— иглокожих 150
— ракообразных 328
Продиссоконх (первичная раковина) 76
Проподиум 20, 32
Протероандрия 362
Протогиния 362, 372
Протогонозооиды 277, 277 *
Протозоэа 411
Протрактор 69 *
Псевдозоэа 351, 351 *
Псевдоколониальность 253
Псевдоконха 50
Псевдотрахеи 367, 367 *
Пузыри полиевы 149, 149 *, 201 *
Пупок 15
Пурпур 40

Радиусы (амбулакры) 150
Раковина 5, 6
— внутренняя 131
— головоногих 114, 115 *, 129
— двустворчатых 68, 69 *
— дексиотропная (правозакрученная) 15
— левозакрученная (леотропная) 15, 43, 62 *
— моллюсков 5, 6
— моноплакофор 14
— панцирных 9
— правозакрученная — см. дексиотропная
Радула (терка) брюхоногих 7, 17 *, 18, 19
— головоногих 116
— моллюсков 7
— моноплакофор 14
— панцирных 9
Развитие брюхоногих 17
— иглокожих 156, 191, 205, 206 *
— моллюсков 7, 126
— оболочников 268, 269, 274 *, 275, 276 *, 278, 278 *
— прямое 295, 390, 404
Размножение иглокожих бесполое 158, 175, 178, 207, 207 *, 212, 223
— — половое 156, 169, 174, 205, 223
— моллюсков 7, 125
— оболочников бесполое 261, 268, 271, 273, 274, 275, 276 *, 278, 278 *
— — половое 261, 268, 269, 274, 275, 276 *, 278, 278 *
— панцирных 10
— полухордовых (кишечнодышащих) бесполое 249
— — половое 248
— ракообразных 295, 310 *, 336
— членистоногих 291
Раковина 6, 23 *, 52, 54, 333
— ложная (сифональная) 97, 97 *
Расы полиплоидные 299
«Реактивное движение» 115, 118, 130, 262
Регенерация (самовосстановление) 158, 251, 402
Ретракторы 69*, 71*
Рефлексы безусловные 291
— условные 205, 291
Ринофоры 43
Рострум (клюв) 314, 390
— ложный 356
Рот асцидий 259, 259 *
— брюхоногих 16
— головоногих 115
— двустворчатых 69 *
— иглокожих 155, 163, 172, 204
— моноплакофор 14
— оболочников 259, 265, 266
— офиур 223
— панцирных 9
— полухордовых 246 *, 247, 252, 252 *
— ракообразных 294
Ротовая пирамида (конус) 331, 331 *
Ротовое отверстие 189, 242
— поле (перистом) 188, 204
Ротовые лопасти 14, 71, 71 *, 72
Руки головоногих 115, 131, 137
— крыложаберных 252, 254 *
— морских звезд 201, 204
— — лилий 163
Самооплодотворение 7, 336
Самцы дополнительные 336
Сверхпаразит (гиперпаразит) 326, 327 *
Свечение 251, 284
Седлышко (эфиппиум) 310
Секторы 150
— межрадиальные 150
Сепион 130
Септы 128
Сердце брюхоногих 16, 16 *, 53
— головоногих 116
— двустворчатых 74
— иглокожих 153
— моллюсков 5,7
— моноплакофор 14
— оболочников 260, 262 *, 266, 266 *
— погонофор 236
— полухордовых 246 *, 247
— ракообразных 294
— членистоногих 288
Сестонофаги 258
Сетчатка 117, 117 *
Симбиоз 284, 401
Симметрия двусторонняя 5, 114
— лучевая 150
Синзоэа 351
Система апикальная 151, 152 *
— водоносная (амбулакральная) 149, 149 *
— выделительная 10, 248
— гипоневральная 151, 152 *
— кровеносная 9, 16, 75, 116, 153, 247, 260, 288, 295 *
— нервная 6, 17, 75, 117, 151. 152 *, 205, 236, 248, 260, 265, 266
— перигемальная (псевдогемальная) 153
— пищеварительная 7, 9, 71, 155, 237
— половая 7, 15, 154, 248
— трахейная 289
— эктоневральная 151, 152 *
Сифон(ы) брюхоногих 16
— вводной (дыхательный) 69 *, 71*
— выводной (выдыхательный) 69 *, 71 *
— головоногих (воронка) 115
— двустворчатых 66, 69 *, 70
— клоакальный 258, 259 *
— оболочников 256
— ротовой 258, 259 *
Скафогнатит 391
Скелет внутренний 202, 222
— известковый 150, 162
— кожи голотурий 172, 174 *
— наружный 222, 222 *, 287, 294
— опорный 202, 203 *
— хоботка 247

Слух членистоногих 290
Сожительство (комменсализм) 99, 181, 225
Сосуды кровеносные 247
— мальпигиевы 289
Спадикс 128
Спаривание 55, 125, 212, 302 *, 316, 316 *, 373, 382, 403, 403 *
Сперматофор(ы) 53, 116, 125, 295
Спикулы 12
Спиракулы 214
Стадия декаподитная 404
— кентрогона 340
— копеподитная 316
— манка 358, 362
— мизисная 368, 404
— пентакринуса 165, 165 *, 169
— цистоидейная (цистоидная) 165, 165 *
Статолит 118, 354, 390
Статоцист 17, 43, 118, 349, 354, 390
Стебелек 334, 335
Стебель 252, 254 *
Стернум (пластрон) 191
Стигма — см. Щель жаберная
Столбик (колонка) 15, 15 *
Столон 253, 253 *, 263 *, 264
— почкородный 274, 274 *, 277 *
Стомохорд (нотохорд) 245, 247
Сторона аборальная (апикальная) 162, 188, 201
— оральная (брюшная) 162, 188, 201
Стробиляция 271
Сумка околосердечная (перикардий) 7, 69 *, 73
Сферидий 152 *, 153
Сфинктер 258

Тека 253, 253 *
Теликум 387
Тело жировое 289
Тельсон 294, 315, 344
Теория архицеломатная 232
Терка (радула) 7
Тигмотаксис 290
Тидемановы тельца 149
Токсопнеустес-токсин 198
Торнария 245, 248, 249 *
Трахеи 288
Тривиум 171
Трофосома 237
Трохофора 7
— брюхоногих 17
— двустворчатых 76, 77 *
Трубочки-теки 253, 253 *
Туловище 114, 235, 235 *, 245, 246 *, 247, 252, 252 *, 266
Туника 256, 258, 259 *, 262, 267
Туницин 256, 259

Уздечка 233 *, 234, 234 *
Умбрелла 129, 132, 136
Уроподы 346, 350, 367, 392
Устричные банки 85
— парки (хозяйства) 85
Устье 15, 15 *
Участок туловища постаннулярный 235
— — преаннулярный 235

Фасетки 290 *, 390
Фасциолы морских ежей 189 *, 191
Фасциолез 63
Фауна интерстициальная 280, 322, 323 *
Филлозома 368, 404
Форма колониальная (агрегатная) 261, 262, 262 *, 263 *, 272
— одиночная 258, 272
Форозооиды 277, 277 *
Фороциты 275, 277 *
Фототаксис 291
— отрицательный 291
— положительный 291
Фотофоры (светящиеся органы) 122, 385, 407, 407 *
Фурка (вилочка) 297, 300, 342
Фурцилия 387

Халимус 326, 327 *
Хвост 130, 138, 184, 266, 267 *
Хвостовой веер 352, 367, 392
Хелипеды 360
Хеморецепция 17
Хитин 267, 287
Хобот (хоботок) моллюсков 37, 37 *
— полухордовых 245, 246 *, 247, 252, 252 *
— ракообразных 326, 328, 332
Хозяин промежуточный 20, 57, 320, 321 *
Хозяйственное (практическое) значение головоногих 143
— — иглокожих 159
— — моллюсков 8, 85, 89
— — ракообразных 311, 321, 338, 356, 376, 385
Хондрофор 107
Хорда 257
Хроматофоры 121, 122, 352, 393, 396 *
Хрусталик 117, 117 *
Хрящи вороночные 115, 115 *
— мантийные 115, 115 *

Цекум 116
Целом (вторичная полость тела) иглокожих 150, 154, 155 *, 247
— моллюсков 7
— оболочников 257
Целомические каналы 236
— мешки 236
Целомодукты 248
Целомоциты 150
Ценоций 253, 254 *
Цефалокинии 51
Циатозооид 274
Цикломорфоз 308, 309 *
Цирри (цирры) головоногих 137
— иглокожих 163, 164
— ракообразных ротовые 339
— — терминальные 339
Циртопия 387
Цисты 324, 324 *, 331

Челюсти (максиллы) 287, 294
— задние 315
— передние 315
Чередование поколений оболочников 279
— — полухордовых 248
Череп 117
Чернила 46
— головоногих 121
Чернильная железа 120
— жидкость 120
Чернильная бомба 120
Чернильный мешок 115 *, 116, 120
«Чертовы пальцы» 127

Швы сизигиальные 163
Шелк ракушечный 92

Щель жаберная (стигма) 245, 246 *, 247, 259, 259 *
Щетинки 242, 243 *
Щит головогрудной (карапакс) 300
Щитки адоральные 222 *
— боковые 222, 222 *
— брюшные 222, 222 *
— радиальные 222 *, 223
— ротовые (оральные) 222 *, 223
— спинные 222
Щупальца 16, 23 *, 53
— брюхоногих 16
— головоногих 115, 129
— голотурий 172, 173 *
— моллюсков 5
— погонофор 233 *, 234, 234 *, 235
— полухордовых 252, 252 *
Щупальцевая крона 234, 235 *, 239
— пластинка 235, 235 *

Эврибатность 158
Экзоподит 346, 353
Эктопаразиты (паразиты наружные) 325, 331
Элеобласт 278, 278 *
Эндопаразиты 325, 331
Эндостиль 247, 260, 263 *, 266
Эпикард 259
Эпикардиум 372 *, 373
Эпиподит 346, 350, 353, 378
Эпиподиум 20
Эпифрагма 52
Эрионеикус 368, 404
Эстеты 9, 10
Эфиппиум — см. Седлышко
Эхиноплутеус 157, 157 *

Яд головоногих 135, 136
— голотурий 182
— морских ежей 190
Яйца брюхоногих 17
— головоногих 125, 126 *, 208
— двустворчатых 76
— зимние 299
— иглокожих 156, 165, 223
— оболочников 268, 269, 275
— панцирных 10
— погонофор 236
— покоящиеся 311, 320
— полухордовых 248, 254
— ракообразных 295, 297
Яйцеживорождение 292

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Агассиц А. 146, 245
Аристотель 124, 143, 146, 171, 200, 256
Аттромандаль 361, 362

Банта 308
Бауэр 34
Безер 146
Бейкер 220
Беклемишев В. Н. 214, 232, 245, 261, 275
Беклемишев К. В. 283
Беллинсгаузен Ф. Ф. 284
Берг Л. 34
Беррилл Н. 117
Биб В. 137
Блэнвилль 11, 65
Богоров В. Г. 318
Боруцкий Е. В. 322, 323, 324
Брайт 363
Бэйнбридж 318
Бэтсон В. 245
Бэческу М. 361

Вагин В. Л. 330
Вагнер Н. 330
Вебб 234, 238 *, 241
Вейдовский В. 347
Верани Ж. Б. 122
Винкстед 317
Виноградов М. Е. 319
Воробьев В. П. 299

Гаевская Н. С. 298
Гальцов П. 216
Гегенбауер 50
Гемилл 207
Гиляров М. С. 243
Гислен 168, 169
Голвин 179
Гольдфусс Г. А. 65
Грэм 40
Гулик 57
Гунько А. Ф. 299
Гюго В. 135

Дарвин Ч. 333, 336. 339, 396
Дарем 146, 161
Дерюгин К. М. 48
Дженнингс 219
Джирарделли 243
Джонсон 361
Догель В. А. 245, 326
Дьяконов А. М. 146
Дюма Ф. 132

Закс И. Г. 111, 182
Зевина Г. Б. 335
Зеликман Э. А. 387
Зенкевич Л. А. 111, 239
Зимрот 26, 42, 48

Иванов А. В. 233 *, 234 *
Иванова-Казас О. М. 257
Иоганссон К. Э. 232
Ирвин 196
Исаев Л. 320
Ишикава 340

Каин 58
Камерер 321
Карлайл Д. 231
Кларк 19, 170, 220
Клейн 146
Клинджел Дж. 188
Книпович Н. М. 330
Ковалевский А. О. 48, 146, 245, 256, 257, 269
Коллерт М. 231
Коцебу О. Е. 245, 256
Кристинсен 217
Крумбах 48
Кусто Ж. И. 132
Кювье Ж. 65, 135, 146, 333
Кюкенталь В. 245

Лакас-Дютье А. Ж. Ф. 330
Ламарк Ж. Б. 146, 333
Лебур 20
Лейкарт Р. 146
Линней 65, 146, 256
Литтон-Булвер Э. 333
Лихарев И. М. 54
Логвинович Д. Н. 395
Лонгхерст 302
Лузанов 216
Лундблад 301
Людвиг 146

Мак Гинити 121
Мак Лин 14
Мануйлова К. Ф. 308
Марукава 405
Матекин П. В. 54, 58
Майер Э. А. 39, 44, 45
Мёбиус К. 39, 44, 45
Мельвиль 161
Меррей 19
Мечников И. И. 146, 245
Миайд 57
Микимото 68
Минер 213
Мицукури 68
Мойз 337
Моор 146
Мортенсен Г. 146, 184, 193, 207, 223
Моултон 402
Мюллер И. 245, 314

Найт-Джонс 337
Некрасов А. Д. 29
Нигрелли 182
Нореванг 231

Олридж Д. 121

Паннинг 178
Папи 383
Парди 383
Паркер 214
Перес Ж.-М. 225
Петерман 299
Пакфорд Г. 137
Плиний 85, 143, 146, 171
Плутарх 143

Раковица Э. 125
Раут 57
Реомюр 406
Родендорф Б. Б. 292
Ропер 123
Роув 220
Рудяков Ю. А. 318
Румф Г. 35
Рылов В. М. 308

Савилов А. И. 182
Сандерс 312, 313

Саусворд А. 234
Саусворд И. 231, 232 *, 234
Смит Л. 217
Соколов Б. С. 234

Тарасов Н. И. 284, 335, 401
Тертуллиан 92
Тиллар 57
Тиль 146
Торсон 18
Трошель 36
Тэйлор 397

Убагс 146
Ульрих 232
Ушаков П. В. 232

Федер Х. 219
Федотов Д. М. 146, 161, 227
Фелл 146, 148, 161, 223
Филипп 146, 193
Фишер У. 146, 148, 219
Фредерик Л. 121
Фрей 146
Фреттер 40
Фудживара 190

Ханкок 214
Хансен 184
Харвей 142
Харди А. 231
Хединг 185
Хейердал Т. 338
Хесслер 313
Хол Д. 120, 121
Холодковский Н. А. 245
Хун К. 137

Цукерзис Я. М. 409

Чиндонова Ю. Г. 353
Чухчин В. Д. 16, 41

Шамиссо А. 256
Шефер В. 121
Шилейко А. А. 54, 58
Шимкевич В. М. 245, 330
Шмальгаузен И. И. 245, 257
Шманкевич В. 298

Эстерли 318
Эшшольтц И. Ф. 245

Янагимачи 340
Янг 35, 123

Авторы оригинальных фотоиллюстраций

Ю. Ф. Астафьев
Табл. 36(*2*), 38(*1*), 39(*1*), 47(*4*, *6*), 53(*2*), 58(*3*, *5*), 59(*4*), 61(*1*), 62(*1*).

Ю. А. Володин
Табл. 43(*1—4*).

В. Н. Горячев
Табл. 5(*2*), 6(*3*).

Н. А. Иванов
Табл. 19(*2*), 55(*2*).

В. Н. Кашо
Табл. 4(*1*), 6(*5*), 7(*1*), 9(*1*, *2*, *4*, *5*), 10(*1*, *3*), 11(*2*), 18(*1*, *3—6*), 19(*3*), 24(*1*, *2*), 27(*2*), 29(*1—3*), 34(*1*, *4*), 35(*1*, *2*), 36(*1*, *3*, *4*), 38(*2—5*), 39(*2—5*), 40(*1*, *3*), 47(*1*, *5*), 59(*1—3*), 62(*2—4*).

С. М. Кочетов
Табл. 4(*3*), 6(*2*, *6*), 9(*6*), 18(*2*), 24(*3*, *4*), 34(*2*, *3*), 47(*2*), 55(*1*, *3*), 58(*1*, *2*, *4*), 59(*5*), 61 (*3*).

Н. Н. Марфенин
Табл. 6(*4*), 19(*1*), 29(*4*), 35(*3*), 47(*3*).

М. Ф. Осповат
Табл. 9(*3*), 27(*1*), 53(*3*).

С. Н. Рыбаков
Табл. 7(*2—4*), 40(*2*, *4*).

Список изданий — источников заимствованных фотоиллюстраций

I. Книги

URANIA TIERREICH. Urania — Verlag, Leipzig/Jena/Berlin, Virbellose Tiere 1,1967; Virbellose Tiere 2, 1969.

DECAPOD CRUSTACEANS FROM CONTINENTAL SHELF AND SLOPE AROUND JAPAN. (Baba Keiji; Hayashi Ken-Ichi; Toriyama Masahiro), Japan Fishery Resources Conservation Association, 1986.

LIFE ON EARTH. A Natural History. (by Devid Attenborough). Collins. British Broadcasting Corporation, 1979.

II. Журналы

ZOOLOGISCHE MEDEDELINGEN VITGECEVEN DOOR HET. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden; 1983; Deel 56; No 22.

Ответственный за подбор фотоиллюстраций тома

Г. П. Салькова

СОДЕРЖАНИЕ

ТИП МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA) 5

Общий очерк. *Б. В. Властов, П. В. Матекин*. . . . —

Класс Панцирные моллюски (Polyplacophora).

Б. В. Властов, П. В. Матекин 9

Класс Бороздчатобрюхие моллюски (Solenogastres).

Б. В. Властов, П. В. Матекин 12

Класс Моноплакофоры (Monoplacophora).

Б. В. Властов, П. В. Матекин 14

Класс Брюхоногие моллюски (Gastropoda).

Б. В. Властов, П. В. Матекин . . . . . —

Подкласс Переднежаберные (Prosobranchia) . . . 20

Отряд Древние брюхоногие (Archaeogastropoda) 21

Отряд Мезогастроподы (Mesogastropoda) . . . 25

Отряд Стеноглоссные (Stenoglossa) 38

Подкласс Заднежаберные (Opisthobranchia) . . . 43

Отряд Покрытожаберные (Tectibranchia) . . . 44

Отряд Бесполостные (Acoela) 46

Отряд Голожаберные (Nudibranchia) 47

Отряд Крылоногие (Pteropoda) 49

Отряд Мешкоязычные (Saccoglossa) 51

Подкласс Легочные (Pulmonata) 52

Отряд Стебельчатоглазые (Stylommatophora) . 53

Отряд Сидячеглазые (Basommatophora) . . . 61

Класс Двустворчатые моллюски (Bivalvia).

В. И. Зацепин, З. А. Филатова, А. А. Шилейко 65

Надотряд Первичножаберные (Protobranchia) 78

Надотряд Настоящие пластинчатожаберные (Autobranchia) 81

Отряд Униониды (Unionida) 82

Отряд Митилиды (Mytilida) 85

Отряд Пектиниды (Pectinida) 92

Отряд Фоладомииды (Pholadomyida) 96

Отряд Люциниды (Lucinida) 97

Отряд Кардитиды (Carditida) 100

Отряд Венериды (Venerida) . . . . . —

Надотряд Перегородчатожаберные (Septibranchia) 111

Класс Лопатоногие моллюски (Scaphopoda).

Б. В. Властов, П. В. Матекин 113

Класс Головоногие моллюски (Cephalopoda).

И. И. Акимушкин, Ю. А. Филиппова 114

Подкласс Наружнораковинные (Ectocochlea) . . . 127

Отряд Наутилусы, или Жемчужные кораблики (Nautilida) 128

Подкласс Внутираковинные (Coleoidea) 129

Отряд Каракатицы (Sepiida) . . . . . —

Отряд Осьминоги (Octopoda) 131

Подотряд Бесплавниковые, или Настоящие, осьминоги (Incirrata) 132

Подотряд Плавниковые осьминоги (Cirrata) 136

Отряд Вампироморфы (Vampyromorpha) . . . 137

Отряд Кальмары (Teuthida) . . . . . —

Подотряд Неритические кальмары (Myopsida) 138

Подотряд Океанические кальмары (Oegopsida) 139

Хозяйственное значение головоногих моллюсков 143

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA) 146

Общий очерк. *З. И. Баранова* . . . . . —

ПОДТИП СТЕБЕЛЬЧАТЫЕ ИГЛОКОЖИЕ (PELMATOZOA) 162

Класс Морские лилии (Crinoidea).

З. И. Баранова . . . . . —

Подкласс Членистые морские лилии (Articulata) . . 166

Отряд Изокриниды (Isocrinida) . . . . . —

Отряд Миллерикриниды (Millericrinida). . . . —

Отряд Циртокриниды (Cyrtocrinida) 167

Отряд Коматулиды (Comatulida) . . . . . —

ПОДТИП ЭХИНОЗОИ (ECHINOZOA) 171

Класс Морские кубышки, или Морские огурцы (Holothurioidea).

З. И. Баранова . . . . . —

Отряд Древовиднощупальцевые голотурии (Dendrochirota) 175

Отряд Дактилохиротиды (Dactylochirotida) 180

Отряд Щитовиднощупальцевые голотурии (Aspidochirota) . . . . . —

Отряд Боконогие голотурии (Elasipoda) . . . 184

Отряд Бочонкообразные голотурии (Molpadonia) 186

Отряд Безногие голотурии (Apoda) . . . . . —

Класс Морские ежи (Echinoidea).

З. И. Баранова 188

Подкласс Правильные морские ежи (Regularia) . . . 193
Надотряд Перишехинацеи (Perischoechinacea) . . . . . —
Отряд Лепидоцентроиды (Lepidocentroida) . . . . . —
Отряд Копьеносные морские ежи (Cidaroida) 194
Надотряд Диадематоцеи (Diadematocea) . . . . —
Отряд Аулодонты (Aulodonta) . . . . . —
Отряд Копьевиднозубые морские ежи (Stirodonta) 195
Отряд Сводчатозубые морские ежи (Camarodonta) 196

Подкласс Неправильные морские ежи (Irregularia) 198
Надотряд Гнатостоматы (Cnathostomata) . . . —
Отряд Плоские морские ежи (Clypeasteroida) . . . . . —
Надотряд Ателостоматы (Atelostomata) . . . 199
Отряд Сердцевидные морские ежи (Spatangoida) . . . . . —

ПОДТИП АСТЕРОЗОИ (ASTEROZOA) 200

Класс Морские звезды (Asteroidea).
Г. М. Беляев . . . . . —
Отряд Плоские морские звезды (Platyasterida) 209
Отряд Паксиллоносные морские звезды (Paxillosida) 210
Отряд Спинномышечные морские звезды (Notomyotida) 211
Отряд Шаровидные морские звезды (Tumulosida) . . . . . —
Отряд Вальватиды (Valvatida) 212
Отряд Игольчатые морские звезды (Spinulosida) 213
Отряд Зорокаллиды (Zorocallida) 214
Отряд Бризингиды (Brisingida) 215
Отряд Педицеллариевые морские звезды (Forcipulatida) . . . . . —

Класс Офиуры, или Змеехвостки (Ophiuroidea).
З. И. Баранова 221
Отряд Оегофиуриды (Oegophiurida) 225
Отряд Фринофиуриды (Phrynophiurida) . . . —
Отряд Настоящие офиуры (Ophiurida) . . . 226

ТИП ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA).
А. В. Иванов 231

Класс Френуляты, или Уздечковые (Frenulata) 238
Отряд Атеканефрии (Athecanephria) 239
Отряд Теканефрии (Thecanephria) . . . . . —

Класс Афренуляты, или Безуздечковые (Afrenulata-Vestimentifera) 241

ТИП ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ, ИЛИ МОРСКИЕ СТРЕЛКИ (CHAETOGNATHA).
А. П. Касаткина 242

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA).
Н. Г. Виноградова 245

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA).
Н. Г. Виноградова 256

ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ, ИЛИ ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ (TUNICATA, ИЛИ UROCHORDATA) —

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA) 286
Общий очерк. *М. С. Гиляров, Р. К. Пастернак* . . . —

ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA) . . 293

Класс Ракообразные (Crustacea) . . . . . —

Подкласс Жаброногие ракообразные (Branchiopoda).
Я. А. Бирштейн, Н. А. Заренков 295
Отряд Жаброноги (Anostraca) 296
Отряд Листоногие ракообразные (Phyllopoda) 300
Подотряд Щитни (Notostraca) . . . . . —
Подотряд Конхостраки (Conchostraca) . . . 303
Подотряд Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) 305

Подкласс Ремипедии (Remipedia).
Н. А. Заренков 312

Подкласс Цефалокариды (Cephalocarida).
Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак . . . . . —

Подкласс Максиллоподы (Maxillopoda).
Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак 314
Отряд Веслоногие ракообразные (Copepoda) . . —
Подотряд Каланиды (Calanoida) 316
Подотряд Циклопы (Cyclopoida) 320
Подотряд Гарпактициды (Harpacticoida) 322
Паразитические веслоногие 325
Отряд Карпоеды, или Карповые вши (Branchiura) 327
Отряд Мистакокариды (Mystacocarida) . . . 329
Отряд Мешкогрудые ракообразные (Ascothoracida) 330
Отряд Усоногие ракообразные (Cirripedia) 333
Подотряд Торациковые ракообразные (Thoracica) 334
Подотряд Акроторациковые ракообразные (Acrothoracica) 339
Подотряд Корнеголовые ракообразные (Rhizocephala) . . . . . —

Подкласс Ракушковые ракообразные (Ostracoda).
Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак 341

Подкласс Высшие ракообразные (Malacostraca) . . 343
Надотряд Филлокариды (Phyllocarida). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 344
Отряд Тонкопанцирные ракообразные (Leptostraca) . . . . . —
Надотряд Спикариды (Syncarida). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 345
Отряд Анаспидовые ракообразные (Anaspidacea) 346
Отряд Батинеллиевые ракообразные (Bathynellacea) 347
Отряд Стигокариды (Stygocaridacea) 348
Надотряд Гоплокариды (Hoplocarida) *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 349

Отряд Ротоногие ракообразные, или Раки-богомолы (Stomatopoda) 349
Надотряд Перакариды (Peracarida). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 352
Отряд Мизиды (Mysidacea) . . . . . —
Отряд Кумовые ракообразные (Cumacea) 356
Отряд Танаидовые ракообразные, или Клешненосные ослики (Tanaidacea). *Р. К. Пастернак* 359
Отряд Спелеогрифовые ракообразные (Spelaeogriphacea). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 364
Отряд Термосбеновые ракообразные (Thermosbaenacea). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* . . . . . —
Отряд Равноногие ракообразные (Isopoda). *Я. А. Бирштейн, Р. К. Пастернак* 365
Отряд Разноногие ракообразные, или Бокоплавы (Amphipoda). *Я. А. Бирштейн, Н. А. Зеренков* 377
Надотряд Эвкариды (Eucarida). *Я. А. Бирштейн, Н. А. Зеренков* 385
Отряд Эвфаузиевые ракообразные (Euphausiacea) . . . . . —
Отряд Десятиногие ракообразные (Decapoda) 388

Указатель русских названий 413
Указатель латинских названий 421
Указатель терминов 436
Именной указатель 442
Авторы оригинальных фотоиллюстраций 444

Научное издание

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

В СЕМИ ТОМАХ

Том
2

Зав. редакцией Т. П. Крюкова

Редактор В. И. Полетаева

Младший редактор Е. В. Коркина

Редактор карт Г. Д. Семенова

Переплет и принципиальный макет
художника М. К. Шевцова

Форзацы художника В. Д. Овчининского

Художественные редакторы
В. А. Галкин, В. Г. Ежков, Т. В. Бусарова

Технические редакторы
Е. Н. Зелянина, Е. С. Юрова

Корректор Н. И. Новикова

●

ИБ № 10741

Сдано в набор 03.12.87. Подписано к печати 31.08.88. Формат 84×108¹/₁₆. Бум. типограф. № 1. Гарнит. об. новая. Печать высокая. Усл. печ. л. 47,04 + фор. 0,84 + вкл. 6,72. Усл. кр.-отт. 49,56. Уч.-изд. л. 53,35 + фор. 0,78 + вкл. 8,31. Тираж 300 000 экз. Заказ 1279. Цена 4 руб. 90 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129846, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129301, Москва, проспект Мира, 105.